(Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht.)

Die Abhängigkeit des Tonus der Extremitätenmuskeln von der Kopfstellung.

Von

R. Magnus und **A. de Kleijn.**

(Mit 18 Textfiguren.)

Bonn, 1912.

Separat-Abdruck aus dem Archiv für die ges. Physiologie Bd. 145.

Verlag von Martin Hager.

C.


22900272774

(Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht.)

Die Abhängigkeit des Tonus der Extremitätenmuskeln von der Kopfstellung.

Von

R. Magnus und **A. de Kleijn**[1]).

(Mit 18 Textfiguren.)

Inhalt.

1) Für Versuch 1—30 ist Magnus allein verantwortlich, Versuch 31—91 haben wir gemeinsam angestellt.

I. Einleitung.

Im Folgenden soll über Versuche berichtet werden, welche sich auf den Einfluss des Kopfes auf die Muskulatur der Glieder beziehen. Beim lebenden Tier werden die Muskeln der Extremitäten in ihrer Gesamtheit nur selten durch Reize in Bewegung versetzt, welche an den Rezeptionsorganen der Oberfläche dieser Extremitäten selbst angreifen. Wenn ein Tier beim Laufen auf einen spitzen Stein tritt und darauf die Pfote anzieht, handelt es sich um einen solchen direkten Reflex. Die meisten Einflüsse der Aussenwelt, welche ein Tier zu Gesamtbewegungen veranlassen, werden aber dem Zentralnervensystem übermittelt durch die Telerezeptoren (Auge, Nase, Ohr), welche Erregungen aufnehmen können, ehe der Körper des Tieres mit dem Gegenstand, von dem der Reiz ausgeht, in direkte Berührung gekommen ist. Diese Telerezeptoren liegen im Kopf. Ihr Einfluss auf die Bewegungen der Glieder und damit des ganzen Tieres ist entweder ein direkter, indem z. B. ein optischer Reiz unmittelbar eine reflektorische Gliederbewegung auslöst, oder es handelt sich um indirekte Einflüsse. Wenn z. B. eine Katze an ihrer Seite eine Maus vorbeilaufen sieht, so wendet sie zuerst ihren Kopf der Beute zu, darauf nimmt ihr Körper eine neue Stellung an, die als Ausgangsstellung für den nachfolgenden Sprung dient, und daran schliesst sich erst die Bewegung des Gesamtkörpers, die zum Erfassen der Beute führt. Es ist möglich, dass bei dieser Bewegungsfolge nicht nur direkte Reflexe vom Auge auf die Körpermuskeln eintreten, sondern dass auch die veränderte Stellung des Kopfes als solche auf den Tonus oder die Bewegungen der Gliedmaassen wirkt. Mit dem Studium dieser letzteren Einflüsse befasst sich die vorliegende Mitteilung. Und zwar ist es weniger die Einwirkung der Kopfstellung auf die Bewegungen der Extremitäten als auf ihren Tonus und ihre Stellung, wovon zu sprechen sein wird.

Wenn man den Einfluss irgendwelcher Reize auf den Gliedertonus bei ganz normalen ungefesselten Tieren untersuchen will, stösst man auf fast unüberwindliche Schwierigkeiten, weil das Tier spontan oder infolge unkontrollierbarer optischer und anderer Eindrücke seine Extremitäten bewegt und ihren Tonus ändert, und man daher nie weiss, ob der beobachtete Effekt wirklich auf den vom Experimentator angebrachten Reiz zu beziehen ist. Man muss daher für solche Versuche die Tätigkeit des Grosshirns und alle Reflexe

von den Augen und der Nase ausschalten. Die Störungen durch akustische Eindrücke lassen sich dann gewöhnlich ziemlich leicht fernhalten. Narkose ist natürlich für diese Untersuchungen ebenfalls nicht zu gebrauchen, und so kommt man dazu, die Beobachtungen am dezerebrierten Tiere anzustellen, das nach dem von Sherrington ausgebildeten Verfahren leicht in gut erregbarem und shockfreiem Zustande zu bekommen ist. Ein solches Präparat hat ausserdem den Vorteil, dass ein Teil der Körpermuskulatur (die Streckmuskeln der Gliedmaassen, die Heber des Nackens und Schwanzes und die Strecker des Rückens) sich im Zustande des Tonus befinden, und man daher die Änderungen dieses Tonus unter der Einwirkung irgendwelcher Reize besonders leicht untersuchen kann. Denn ohne äussere Reize findet meist keine Änderung des Gliedertonus bei diesen Objekten statt. Die Mehrzahl der im folgenden zu schildernden Versuche wurde daher an dezerebrierten Katzen angestellt, bei denen nach der Sherrington'schen Methode[1]) in tiefer Chloroformnarkose der Hirnstamm zwischen vorderen und hinteren Vierhügeln am Tentorium cerebelli durchtrennt wird. Nach Abklingen der Narkose erhält man binnen $^1/_2$—1 Stunde ein brauchbares Präparat.

Im Einzelnen bewährte sich folgendes Verfahren: Die Katze wird in Äthernarkose aufgespannt und durch eine schnell eingebundene Trachealkanüle die künstliche Atmung und tiefe Chloroformnarkose eingeleitet. Nun werden beide Karotiden abgebunden und die Vagi durchschnitten. Das Tier wird darauf in Bauchlage gebracht. Wenn beabsichtigt wird, später das Rückenmark zu durchtrennen, so wird nunmehr ein Längsschnitt durch die Haut oberhalb des 12. Brustwirbels gemacht, rechts und links von den Dornfortsätzen die Muskulatur mit Messer und Raspatorium von der Dorsalseite der Wirbel abgetrennt, der Dornfortsatz des 12. Brustwirbels mit einer Péan'schen Klemme in die Höhe gehoben, die Gelenkfortsätze mit der Knochenzange abgekniffen und darauf der Wirbelkanal eröffnet. Bei tiefer Chloroformnarkose ist die Blutung minimal und steht bald ganz. Sobald die Dura freiliegt, wird die Wunde provisorisch mit einer kleinen Metallklemme geschlossen. Nunmehr erfolgt die Dezerebrierung. Die Haut wird durch einen Längsschnitt über dem Scheitel gespalten, nach Durchtrennung der Fascie der Temporalmuskel auf einer Seite zurückgeschoben und auf dem so freigelegten Planum temporale ein Trepanloch angebracht. Darauf wird die Dura gespalten, durch die Öffnung ein passend gebogener Spatel nach hinten geschoben, bis er das knöcherne Tentorium cerebelli berührt, und nun längs des Tentorium bis zur Schädelbasis geführt. Einige ausgiebige seitliche Bewegungen trennen nun den Hirnstamm zwischen vorderen und hinteren Vier-

1) C. S. Sherrington, On plastic tonus and proprioceptive reflexes. Quart. Journ. of exper. Physiol. vol. 2 p. 109. 1909.

hügeln durch. Man tut gut, sich durch die Sektion von der Vollständigkeit der Operation zu überzeugen, da man besonders im Anfang manchmal an der dem Operateur abgewandten Seite die Durchtrennung unvollständig macht. In solchen Fällen entwickelt sich die Enthirnungsstarre auf beiden Seiten dann manchmal nicht gleichmässig. Die Blutung ist meistens nicht erheblich und steht nach Verschluss der Hautwunde bald. Nunmehr wird die Chloroformzufuhr abgestellt, nach kurzer Zeit beginnt das Tier spontan zu atmen, die Patellarreflexe kehren zurück, und es entwickelt sich die typische Enthirnungsstarre, die von Sherrington ausführlich geschildert worden ist. Wenn die Pfoten gleichseitige und gekreuzte Reflexe zeigen, kann man das Rückenmark im untersten Brustteil mit einem Scherenschnitt durchtrennen. Das Präparat ist dann fertig zum Versuch. Wird die Atmung vorübergehend oder dauernd schlecht, so ist es gut, das Tier künstlich zu atmen, da die Starre durch Asphyxie aufgehoben wird.

II. Zufällige Beobachtung und Fragestellung.

Bei den in einer früheren Arbeit[1]: „Zur Regelung der Bewegungen durch das Zentralnervensystem, zweite Mitteilung“ geschilderten Experimenten über die Schaltung der Schwanzreflexe wurde ein Versuch an einer dezerebrierten Katze angestellt, der das Rückenmark am zwölften Brustwirbel durchtrennt worden war, und die infolgedessen sehr lebhafte Reflexe am Hintertier und die typische Enthirnungsstarre (decerebrate rigidity) des Vordertieres mit starkem Tonus der Vorderbeinstrecker zeigte. Das Tier befand sich in Rückenlage, der Kopf lag mit horizontaler Mundspalte auf dem Tisch. Es wurde nun, um das Tier besser zu lagern, die Stellung des Kopfes zufällig etwas geändert, so dass die Schnauze gehoben wurde und die Mundspalte jetzt ca. 45° gegen die Horizontale geneigt war. Darauf erfolgte nach einer Latenz von einigen Sekunden eine starke aktive Streckung beider Vorderbeine mit einer sehr deutlichen Zunahme des Tonus der Streckmuskeln. Dieser Zustand dauerte an, so lange sich der Kopf in der angegebenen Stellung befand, er hörte auf, als der Kopf in die ursprüngliche Lage zurückgebracht wurde, um jedesmal wiederzukehren, wenn der Kopf mit der Schnauze etwa 45° über die Horizontalebene gehoben wurde. Wurde dagegen der Kopf weiter ventralwärts gebeugt, so dass sich die Schnauze zwischen den Pfoten befand, so nahm der Tonus der Vorderbeine bis zum völligen Verschwinden ab, so dass sie schliesslich ganz schlaff wurden. Zurück-

1) R. Magnus, Zur Regelung der Bewegungen durch das Zentralnervensystem. II. Mitt. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 130 S. 253. 1909.

drehen des Kopfes liess alsbald die tonische Streckung wieder auftreten. Wurde nun aber die Bewegung weiter fortgesetzt, so dass der Kopf dorsalwärts gebeugt und die Schnauze unter die Horizontale gesenkt wurde, so nahm der Tonus wieder ab, um erst wieder zu voller Höhe zu steigen, wenn die Schnauze (immer bei Rückenlage des Tieres) wieder 45° über die Horizontale gehoben worden war. Diese Erscheinungen waren ganz konstant und liessen sich jederzeit ganz gesetzmässig reproduzieren.

Dieselbe Bewegung des Kopfes wurde nun bei verschiedenen Lagen des Tierkörpers ausgeführt. Dabei stellte sich schon in diesem ersten Versuch mit aller Deutlichkeit heraus, dass ein und dieselbe Kopfbewegung bei den verschiedenen Lagen verschiedene Wirkungen hat. Lag das Tier auf der Seite, so änderte sich bei Beugung des Kopfes in ventraler oder dorsaler Richtung der Tonus der Vorderbeine überhaupt nicht; wurde das Tier aber auf seine Vorderbeine aufgestellt, so dass sich der Bauch unten, der Rücken oben und die Wirbelsäule horizontal befand, so war der Tonus am grössten, wenn die Schnauze 45° über die Horizontale gehoben wurde. Der maximale Tonus trat also bei Beugung des Kopfes in dorsaler Richtung ein, während es bei Rückenlage dann am grössten war, wenn der Kopf 45° in ventraler Richtung gebeugt wurde.

Auch der Einfluss von Drehen (um die Achse Schnauze-Atlas) und von Wenden (um die Achse Scheitel-Schädelbasis) wurde untersucht. Beide Bewegungen beeinflussten den Vorderbeintonus in sehr deutlicher Weise. Während aber z. B. bei rechter Seitenlage Linkswendung des Kopfes eine Zunahme und Rechtswendung eine Abnahme des Strecktonus der Vorderbeine bewirkte, waren diese selben Bewegungen in Rückenlage des Tieres ohne jeden deutlichen Einfluss.

Schon dieser erste Versuch zeigte also, dass beim dezerebrierten Tier sich durch Veränderung der Stellung des Kopfes ein deutlicher Einfluss auf den Tonus der Vorderbeine ausüben lässt, dass dieser Einfluss tonisch andauert, solange der Kopf in der betreffenden Lage gehalten wird, und dass bei verschiedenen Lagen des Tieres die gleichen Kopfbewegungen verschiedene Wirkungen haben.

Die gleichen Versuche wurden nun bei allen Katzen dieser Versuchsreihe wiederholt. Dabei verwickelte sich das Bild immer

weiter. Während nämlich in dem ersten Versuche die beiden Vorderbeine in dem gleichen Sinne reagiert hatten, d. h. beide entweder gestreckt oder beide gebeugt worden waren, kamen nun Fälle zur Beobachtung, in welchen das eine Bein zunehmenden und das andere gleichzeitig abnehmenden Tonus bekam. Und auch sonst schienen sich zunächst die grössten Unregelmässigkeiten herauszustellen. So wurden beispielsweise auf Kopfdrehen bei Seitenlage des Tieres folgende verschiedene Resultate erhalten: Lag das Tier in rechter Seitenlage (d. h. mit der rechten Schulter nach unten), so bewirkte Kopfdrehen nach links, so dass sich der Kiefer unten und der Scheitel oben befand, in einer Reihe von Fällen gleichmässige Tonusabnahme beider Vorderbeine; während Kopfdrehen nach rechts (Scheitel unten, Kiefer oben) gleichmässige Streckung beider Beine bewirkte. Wurde dasselbe Tier auf die andere Seite gelegt, so bewirkte Drehen nach links Zunahme und Drehen nach rechts Abnahme des Tonus. In diesem Falle hatte also bei verschiedener Lage des Tieres dieselbe Bewegung genau den entgegengesetzten Erfolg auf die Vorderbeine. In anderen Fällen bewirkte aber in beiden Seitenlagen Linksdrehen des Kopfes (Kiefer nach rechts, Scheitel nach links) Streckung des rechten und Tonusabnahme des linken Beines, Drehung des Kopfes nach rechts Streckung des linken und Tonusabnahme des rechten Beines. Hier trat also der Erfolg unabhängig von der Lage des Tieres ein. Und noch ein drittes Resultat wurde beobachtet, dass nämlich bei rechter Seitenlage Linksdrehung des Kopfes (Kiefer unten) nur Tonusabnahme in dem oberen (linken) Bein, dagegen keinen Effekt am unteren (rechten) Bein bewirkte. Bei Rechtsdrehung des Kopfes (Scheitel unten) trat dann Tonuszunahme nur im oberen (linken) Bein ein, während das untere (rechte) Bein nicht reagierte. Wurde das Tier dann auf die andere (linke) Seite gelegt, so reagierte auf Kopfdrehen in beiden Richtungen jetzt nur das rechte Bein, welches nunmehr zum oberen Bein geworden war, während das vorher reagierende linke Bein jetzt unbeeinflusst blieb.

Es ergab sich also, dass die beiden Vorderbeine manchmal gleichsinnig und manchmal gegensinnig reagieren, und dass sich manchmal der Effekt einer bestimmten Kopfbewegung durch die Lage des Tieres beeinflussen lässt, manchmal aber auch nicht. Da nun in den verschiedenen Versuchen der Einfluss von Drehen, Wenden und Dorsal-Ventralbeugen des Kopfes in Rücken-, Seiten-

und Bauchlage, sowie bei senkrecht stehendem Rumpf mit oben und mit unten befindlichem Kopfe untersucht wurde, so wird es begreiflich, dass sich zunächst eine Unsumme von Einzelbeobachtungen ergaben, welche jedem Verständnis zu trotzen schienen.

Die Abhängigkeit der Kopfbewegungsreflexe von der Lage des Körpers im Raume liess natürlich an Labyrinthreflexe denken. Aber es stellte sich bald heraus, dass nach Fortnahme beider Labyrinthe die Kopfstellung noch auf den Gliedertonus wirkt. Auch dadurch war eine neue Schwierigkeit gegeben.

Tatsächlich hat es auch fast dreijähriger Arbeit bedurft, um in ca. 90 Versuchen mit mehreren 1000 Einzelbeobachtungen dieses scheinbare Labyrinth zu entwirren. Es wird im folgenden zu zeigen sein, dass sich alle verschiedenen Beobachtungen auf relativ einfache Weise und vollständig verstehen lassen.

Schon bei den ersten Versuchen stellte es sich heraus, dass der Einfluss der Kopfstellung auf die Vorderbeine grösser ist als auf die Hinterbeine. Es wurde daher, um die Verhältnisse möglichst zu vereinfachen, in der Mehrzahl der Versuche etwa ½ Stunde nach der Dezerebrierung, wenn sich die Extensorstarre gut entwickelt hatte und an den Extremitäten gleichseitige und meist auch gekreuzte Reflexe nachzuweisen waren, das Rückenmark in der Gegend des 12. Brustwirbels durchschnitten. Nach der Durchschneidung tritt dann, wie schon Sherrington angibt, kein Shok ein, vielmehr nimmt der Strecktonus der Vorderbeine meist beträchtlich zu, was für die Beobachtung der Kopfbewegungsreflexe von grossem Vorteil ist. Ausserdem ist man vor etwaigen störenden Reflexen von der hinteren Körperhälfte auf die Vorderbeine geschützt. Die Darstellung wird sich in den nächstfolgenden Abschnitten daher zunächst allein mit der Beeinflussung der Vorderbeine beschäftigen. Darauf wird in einem besonderem Abschnitt von der Beeinflussung der Hinterbeine die Rede sein.

Für die Darstellung erscheint es besser, den Leser nicht alle die Irrwege zu führen, die zuerst beim Versuche, die Erscheinungen zu deuten, eingeschlagen wurden, und die nur langsam zum Verständnis führten, sondern das Hauptergebnis voranzustellen und danach erst die verschiedenen Reflexe zu schildern.

Nomenklatur. Vorher dürfte es jedoch zweckmässig sein, zur Vereinfachung der Darstellung feste Bezeichnungen für die verschiedenen Stellungen und Bewegungen festzusetzen.

Heben und Senken ist eine Bewegung des Kopfes um eine frontal verlaufende Achse, welche etwa durch die äusseren Öffnungen der beiden Gehörgänge geht. Beim Heben wird der Kopf dorsalwärts, beim Senken ventralwärts bewegt.

Drehen ist eine Bewegung um eine sagittal verlaufende Achse, welche die Spitze der Schnauze mit dem Hinterhauptsloch verbindet. Beim Rechtsdrehen kommt der Scheitel nach rechts, der Unterkiefer nach links zu stehen, beim Linksdrehen der Scheitel nach links, der Unterkiefer nach rechts zu stehen. Bei gedrehtem Kopf soll das Bein, auf dessen Seite sich der Unterkiefer befindet, als „Kieferbein", das andere Bein als „Schädelbein" bezeichnet werden.

Wenden ist eine Bewegung um eine dorsoventral verlaufende Achse, welche den Scheitel mit der Mitte der Schädelbasis verbindet. Bei Rechtswenden ist die Schnauze nach rechts, der Hinterkopf nach links gerichtet, bei Linkswenden die Schnauze nach links, der Hinterkopf nach rechts gerichtet. Das Bein, auf dessen Seite sich bei gewendetem Kopf die Schnauze befindet, wird als „Kieferbein", das andere als „Schädelbein" bezeichnet.

Unter Heben, Senken, Drehen und Wenden werden demnach Bewegungen verstanden, durch welche die Stellung des Kopfes gegen den Rumpf verändert wird. Sie werden also vonseiten des Tieres stets in derselben Weise ausgeführt, einerlei ob sich dieses in Rücken-, Seiten- oder Bauchlage befindet.

Unter den verschiedenen Lagen des Tieres sind die Lagen des Tierkörpers zur Horizontalebene zu verstehen. Rücken- und Bauchlage sind ohne weiteres verständlich. Statt Bauchlage wird oft die Bezeichnung Fussstellung gebraucht werden, wenn das Tier so viel Strecktonus seiner Glieder hat, dass die Extremitäten den Körper tragen. Bei rechter Seitenlage liegt die rechte Schulter unten, die linke oben; bei linker Seitenlage ist das umgekehrt. Bei „Hängelage, Kopf unten," steht die Wirbelsäule senkrecht, der Kopf ist unten, der After oben. Bei „Hängelage, Kopf oben," steht die Wirbelsäure senkrecht, der Kopf ist oben, der After unten.

Um die Orientierung des Kopfes im Raume zu beschreiben, wird die Orientierung der Ebene der Mundspalte gegen die Horizontalebene bei geschlossener Schnauze benutzt. Steht die Ebene der Mundspalte in der Horizontalebene, während sich der Scheitel unten und der Kiefer oben befindet, so steht der Kopf unter 0°. Bei + 45° ist der Kopf um eine durch die äusseren Gehörgänge gehende Achse gedreht, so dass die Schnauze gehoben ist; bei + 90° steht die Ebene der Mundspalte senkrecht, die Schnauze oben, das Hinterhaupt unten; wird der Kopf nun weiter gedreht, so gelangt er über die Stellung + 135° nach 180°, wo die Mundspalte horizontal steht und der Scheitel sich oben, der Unterkiefer sich unten befindet. Wird die Drehung fortgesetzt, so gelangt der Kopf über — 135° nach — 90°, wo die Mundspalte senkrecht steht und die Schnauze sich unten, der Hinterkopf oben befindet. Über — 45° kommt dann der Kopf wieder in die Ausgangsstellung von 0° zurück. Fig. 1 veranschaulicht die verschiedenen Lagen des Kopfes und ihre Bezeichnungen.

Wenn man aus der Stellung 0° den Kopf um die Schnauzen-Hinterhauptachse dreht, so gelangt man zu seitlichen Stellungen, für welche für die Zwecke dieser Mitteilung keine besonderen Gradbezeichnungen eingeführt werden müssen.

Auf die angegebene Weise wird es erreicht, jede mögliche Stellung des Kopfes zum Rumpf und jede Lage des Kopfes oder des Rumpfes im Raume eindeutig zu bezeichnen.

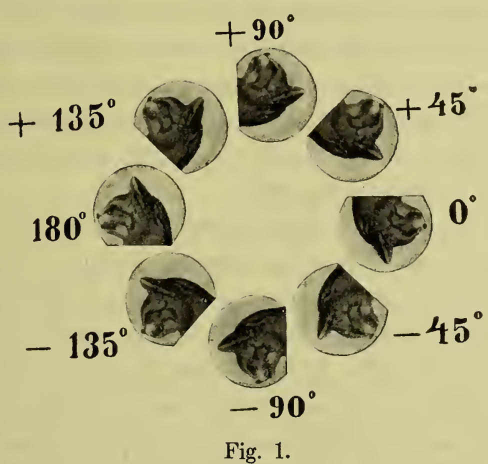


Fig. 1.

III. Kurze Zusammenfassung der Hauptresultate.

Alle Veränderungen des Vorderbeintonus, welche in den bisherigen Versuchen auftraten infolge einer veränderten Stellung des Kopfes, lassen sich zurückführen auf die Superposition von zwei verschiedenen Gruppen von Reflexen. Die erste Gruppe wird ausgelöst durch Veränderung der Lage des Kopfes im Raum, die zweite Gruppe durch Veränderung der Stellung des Kopfes zum Rumpf.

Die Reflexe, welche auf Veränderung der Lage des Kopfes im Raume eintreten, sind Labyrinthreflexe; sie verschwinden nach Entfernung beider Labyrinthe. Der Einfluss der betreffenden Kopflage ist tonisch; er dauert an, solange der Kopf seine jeweilige Lage im Raume beibehält. Es gibt eine und nur eine Stellung des Kopfes im Raume, bei welcher der Strecktonus maximal, und eine, bei der er minimal ist. Bei diesen Labyrinthreflexen reagieren das rechte und das linke Bein stets gleichsinnig mit Zunahme oder Abnahme des Strecktonus.

Die Reflexe, welche auf Veränderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe eintreten, sind Halsreflexe, ausgelöst von den sensibelen Nerven der Muskeln oder Gelenke des Halses. Auch bei ihnen dauert der Einfluss an, solange der Kopf seine jeweilige Stellung

zum Rumpfe beibehält. Unter diesen Halsreflexen lassen sich zwei Gruppen unterscheiden, je nachdem bei ihnen die Beine der rechten und linken Seite gleichsinnig oder gegensinnig reagieren.

Jedesmal, wenn der Kopf durch Drehen oder Wenden aus seiner symmetrischen Stellung zum Rumpfe entfernt wird, erfolgt eine gegensinnige Reaktion der Beine, indem das „Kieferbein" eine Zunahme und das „Schädelbein" eine Abnahme seines Strecktonus erfährt. Die kräftigste Wirkung hat dabei die Bewegung des Kopfes in den obersten Halsgelenken (Atlanto-occipital- und Atlanto-epistropheal-Gelenk). Die Reaktion erlischt nach Durchschneidung der drei ersten Hinterwurzelpaare.

Eine gleichsinnige Reaktion beider Vorderbeine wird durch eine symmetrische Bewegung (Heben-Senken) des Kopfes gegen den Rumpf in den Gelenken der unteren Halswirbel ausgelöst. Eine Bewegung in ventraler Richtung bewirkt beiderseits Abnahme, eine Bewegung in dorsaler Richtung eine Zunahme des Vorderbeintonus. Diese Reflexe sind schwächer als die bisher geschilderten. Für die Schilderung der Reaktionen auf die Vorderbeine genügt für diese letzteren Reflexe die soeben gegebene Beschreibung. Bei der Besprechung der Tonusänderungen an den Hinterbeinen wird zu zeigen sein, dass in Wirklichkeit es sich um eine Kombination von zwei Reflexen handelt.

Da nun bei jeder der verschiedenen Lagen des Tieres eine bestimmte Bewegung des Kopfes gegen den Rumpf eine andere Lageänderung des Kopfes im Raume bewirkt, so wird es klar, dass bei den verschiedenen Körperlagen sich die Labyrinth- und die Halsreflexe stets in verschiedener Weise kombinieren müssen. Berücksichtigt man ausserdem, dass bei einigen Tieren die Labyrinthreflexe und bei anderen die Halsreflexe überwiegen, so versteht man die anfangs scheinbar unentwirrbare Mannigfaltigkeit der Versuchsergebnisse, welche sich, wenn man das Grundprinzip dieser Vorgänge einmal festgestellt hat, in relativ einfacher Weise auflösen und verstehen lassen.

In den nächsten Abschnitten soll zunächst geschildert werden, wie sich der Gliedertonus auf Kopfbewegungen ändert bei Tieren, welche nur Halsreflexe und keine Labyrinthreflexe haben, und bei Tieren, bei welchen nur die Labyrinthreflexe und nicht die Halsreflexe vorhanden sind.

IV. Kopfbewegungsreflexe bei labyrinthlosen Tieren (Halsreflexe).

Schon bei den ersten Versuchen hatte sich ergeben, dass Katzen, welche während eines Experimentes sehr lebhafte Kopfbewegungsreflexe gezeigt hatten, nach Zerstörung beider Labyrinthe noch eine ganze Reihe von Reaktionen auf Änderung der Kopfstellung besassen. Diese Reaktionen waren dann aber gegen den vorher erhobenen Befund verändert. Während alle reinen Änderungen der Lage des Kopfes im Raume ohne Wirkung blieben, traten sehr deutliche und zwar gegensinnige Änderungen des Gliedertonus beider Körperseiten ein, sobald der Kopf durch Drehen oder Wenden aus seiner symmetrischen Stellung gegen den Rumpf entfernt wurde.

Solche Versuche, in denen im Verlaufe eines Experimentes von mehrstündiger Dauer beide Labyrinthe am dezerebrierten Tiere zerstört werden, sind natürlich dem Einwande blossgestellt, dass das Verschwinden bestimmter Reflexe nach dieser Operation eine Folge des Shocks ist und nicht auf dem Ausfall der Labyrinthfunktion bezogen werden darf. Daher war es nötig, Katzen vorher die beiden Labyrinthe zu entfernen, sie einige Tage leben zu lassen, bis sie sich von dem Shock der Operation erholt hatten, und sie erst dann zu dezerebrieren und ihre Reaktion auf Kopfbewegungen festzustellen. Daher wurde zunächst die in der nachfolgenden Mitteilung geschilderte Methode der Labyrinthexstirpation ausgebildet, mittels deren es möglich ist, bei Katzen von einem nur 2 cm grossen Hautschnitt an der Ventralseite des Halses aus ohne Unterbindung eines Blutgefässes und ohne Verletzung eines Muskels, welche die nachherigen Kopf- und Halsbewegungen beeinträchtigen könnte, die Bulla ossea freizulegen und zu eröffnen. Die Exstirpation des Labyrinthes geschieht dann ohne Verletzung des Trommelfelles, und in den meisten Fällen auch ohne Beschädigung des Facialis, und der Überblick über das Operationsfeld ist ein so guter, dass die vollständige Entfernung des Labyrinthes leicht mit dem Auge kontrolliert werden kann. Auf diese Weise operierte Tiere lassen sich unschwer am Leben erhalten. Daher konnten die entscheidenden Experimente, welche die Aufklärung der verwickelten Verhältnisse ermöglichten, von uns an sechs Katzen angestellt werden, bei denen de Kleijn die doppelseitige Labyrinthexstirpation einzeitig ausgeführt hatte, und welche je am 6., 8., 10., 12., 12. und 13. Tage zum Versuche verwendet wurden. Über die an diesen Tieren in der Zwischenzeit angestellten Be-

obachtungen wird de Kleijn später berichten. Bei der Sektion wurde die vollständige Entfernung der Labyrinthe jedesmal kontrolliert. Die histologische Untersuchung des Hirnstammes und Kleinhirnes hat Prof. Winkler in Amsterdam freundlichst übernommen.

Die sechs Versuche an den vorher labyrinthexstirpierten Katzen hatten ein klares und übereinstimmendes Ergebnis. Daher konnte dazu übergegangen werden, die Ausschaltung der Labyrinthe in reizloser Weise nach der Dezerebrierung vorzunehmen und die so gewonnenen Ergebnisse mit den Resultaten der ersten Versuchsreihe zu vergleichen. Zur akuten Ausschaltung des Labyrinthes benutzten wir die in der nachfolgenden Mitteilung geschilderte Einspritzung von 20 % Kokainlösung, die mit Methylenblau gefärbt war, von der Bulla aus ins Vestibulum. Dadurch entsteht nach weniger als 5 Minuten eine Lähmung des Labyrinthes, welche während der ganzen Dauer des Versuches anhält und keine irgendwie sichtbaren Shockerscheinungen veranlasst. Im Gegenteil kommt es durch die im Felsenbein zur Resorption gelangenden geringen Mengen Kokain gewöhnlich zu einer lebhafteren Reflextätigkeit des Präparates, so dass diejenigen Reflexe, welche nach Ausschaltung eines oder beider Labyrinthe noch erhalten sind, sich dann mit grösserer Lebhaftigkeit und Deutlichkeit hervorrufen lassen. Diese Kokainwirkung stört den Verlauf der Versuche in keiner Weise, denn die Ergebnisse der Labyrinthausschaltung durch Kokain stimmen völlig mit denen der chirurgischen Labyrinthexstirpation der vorhergehenden Versuchsreihe überein, und die sehr charakteristischen Unterschiede in dem Verhalten ein- und doppelseitig labyrinthloser Tiere liessen sich auch bei den Kokainversuchen mit aller Deutlichkeit feststellen.

Zunächst wurde eine Versuchsreihe ausgeführt, in der bei sechs Katzen nach dem oben erwähnten chirurgischen Verfahren das Labyrinth einer Seite exstirpiert wurde. Die Tiere blieben je 17, 21, 22, 28, 31 und 114 Tage am Leben, wurden dann zum Versuche dezerebriert, und die Veränderungen des Gliedertonus auf veränderte Kopfstellung festgestellt. Darauf wurde das Labyrinth der anderen, nicht operierten Seite mit Kokain ausgeschaltet und die Kopfbewegungsreflexe danach wieder geprüft. Das Ergebnis war genau das gleiche wie bei den Experimenten der ersten Versuchsreihe. Ausserdem verfügen wir noch über vier Versuche, bei denen normale Katzen dezerebriert wurden. Nachdem ihre Kopfbewegungsreflexe untersucht waren, erfolgte die doppelseitige Labyrinthausschaltung,

und zwar in zwei Fällen auf chirurgischem Wege und zweimal durch Kokain.

Auf diese Weise stehen uns 16 Versuche mit doppelseitiger Labyrinthausschaltung zur Verfügung, welche teils ein- und teils zweizeitig, teils chirurgisch und teils mit Kokain, teils vor und teils nach der Dezerebrierung vorgenommen worden war. Das Resultat war in allen diesen Fällen stets dasselbe und lässt sich folgendermaassen beschreiben:

Das Auffallendste ist, dass alle Reaktionen auf veränderte Kopfstellung bei diesen Tieren unabhängig von der Lage des Körpers im Raume geworden sind, sie treten in genau der gleichen Weise auf in Rücken-, Seiten- oder Bauchlage und den beiden Hängelagen. Bewegt man das ganze Tier in der Luft, ohne die Stellung des Kopfes gegen den Rumpf zu verändern (Technik dieser Versuche s. später), so erfolgen überhaupt keine Änderungen des Gliedertonus. Es sind also alle Wirkungen, welche durch die Änderung der Stellung des Kopfes im Raume verursacht werden, vollständig aufgehoben. Dagegen lassen sich eine Reihe von Reflexen nachweisen, von denen oben schon erwähnt wurde, dass sie durch Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpf bedingt sind. Diese Halsreflexe lassen sich in verschiedene Gruppen einteilen:

A. Reflexe, welche durch die Entfernung des Kopfes aus der symmetrischen Stellung zum Rumpfe bedingt sind.

1. Drehen des Kopfes bewirkt bei jeder Stellung des Tieres Tonuszunahme im „Kieferbein“ und Tonusabnahme im „Schädelbein“.

Dreht man z. B. bei einem Tier, das in Fussstellung auf seinen vier Beinen steht, den Kopf um die Schnauze-Hinterhauptachse nach rechts, wobei das rechte Ohr gesenkt wird, der Scheitel nach rechts und der Unterkiefer nach links sieht, so nimmt der Strecktonus des linken Beines (Kieferbein) zu, der des rechten Beines (Schädelbein) ab. Der Strecktonus des rechten Beines kann dabei so stark sinken, dass er die Körperlast nicht mehr tragen kann und das Tier daher auf die rechte Seite umfällt. Genau dasselbe Resultat erfolgt auch, wenn man den Kopf vorher in maximale Ventral- oder Dorsalflexion gebracht hat und ihn nun in dieser Stellung dreht. Wie erwähnt,

erfolgt diese selbe Reaktion auch bei jeder Lage des Körpers im Raume. Nach Labyrinthexstirpation hat Kopfdrehen in allen Fällen immer denselben gegensinnigen Effekt auf den Strecktonus der beiden Vorderbeine.

Derselbe Erfolg tritt auch ein, wenn man die Halswirbelsäule in der Mitte fixiert, was leicht gelingt, wenn man die Querfortsätze des 4. Halswirbels mit den Fingern ergreift. Die wirksame Stellungsänderung des Kopfes erfolgt dann in den oberen Halsabschnitten und hauptsächlich im Gelenk zwischen Atlas und Epistropheus.

Während diese Versuche im Gange waren, erfuhr der eine von uns (M.) durch die Liebenswürdigkeit von Prof. Sherrington, dass dieser ebenfalls bei der dezerebrierten Katze auf Drehen des Kopfes eine Tonusabnahme im hinteren (schwächer im vorderen) Schädelbein gefunden hatte[1]. Prof. Sherrington war so freundlich, uns seine Protokolle zur Einsicht zu übersenden. Auch in seinen Versuchen blieb die Reaktion nach Durchschneidung beider Octavi oder Zerstörung beider Labyrinthe bestehen, ebenso wenn ausserdem noch beide Trigemini durchtrennt waren. Dagegen erlosch die Reaktion nach Durchschneidung der beiden ersten und der Hinterwurzeln des dritten Cervikalnervenpaares. Es ist also das Auftreten und die Entstehung der Kopfdrehungsreflexe durch unabhängige Untersuchungen an zwei verschiedenen Laboratorien sichergestellt worden.

2. Wenden des Kopfes bewirkt bei jeder Stellung des Tieres Tonuszunahme im „Kieferbein“ und Tonusabnahme im „Schädelbein“. Wendet man z. B. bei einem Tier in Fussstellung den Kopf um die Scheitel-Schädelbasis-Achse (Dorso-Ventralachse) nach rechts, wobei die Schnauze nach rechts, das Hinterhaupt nach links sieht, ohne dass die Mundspalte ihre Neigung gegen den Horizont ändert, so nimmt der Strecktonus des rechten Vorderbeines (Kieferbeines) zu, der des linken (Schädelbein) ab. Die Streckung des rechten Beines führt dazu, dass der ganze Brustkorb des auf seinen Beinen stehenden Tieres nach links verschoben und nach links konvex abgebogen wird. Sinkt der Tonus des linken Beines besonders stark, so fällt das Tier auf seine linke Seite. Im einzelnen gelten nun dieselben Regeln wie beim Drehen des Kopfes: dieselbe Reaktion erfolgt bei Wendung des dorsal- oder ventralwärts gebeugten Kopfes, bei jeder Lage des Tierkörpers im Raume und erfolgt auch, wenn die Bewegung allein in den Gelenken der obersten Halswirbel ausgeführt wird.

1) Vgl. C. S. Sherrington, Flexion reflex of the limb etc. Journ. of physiol. vol. 40 p. 112. 1910.

Es sei darauf hingewiesen, dass bei der hier gebrauchten Bezeichnungsweise bei Rechtsdrehung des Kopfes das linke Bein, bei Rechtswendung des Kopfes dagegen das rechte Bein eine Erhöhung seines Strecktonus erfährt, so dass der Erfolg der Rechtsdrehung und Rechtswendung sich gerade gegenseitig kompensieren kann.

Im allgemeinen gewinnt man bei häufiger Wiederholung der verschiedenen Kopfbewegungen den Eindruck, dass Drehen ein wirksamerer Reiz ist als Wenden. Doch gilt diese Regel nicht ausnahmslos.

B. Reflexe, welche durch Bewegungen des Kopfes gegen den Rumpf in dorsoventraler Richtung ausgelöst werden.

Die bisher geschilderten Halsreflexe beeinflussten die beiden Vorderbeine immer in entgegengesetztem Sinne, Tonuszunahme des einen ging mit vermindertem Strecktonus des anderen Beines einher. Die jetzt zu besprechenden Reflexe beeinflussen stets das linke und das rechte Bein im gleichen Sinne. Während die bisher geschilderten Reflexe sehr stark ausgesprochen waren und sich daher fast in allen Versuchen nachweisen lassen, sind jene nicht so stark wirksam und lassen sich daher auch nicht mit Sicherheit in jedem Versuche erwarten. Daher kommt es, dass sie auch erst im späteren Verlauf dieser Untersuchungen aufgefunden wurden.

1. Druck auf die Halswirbelsäule in der Gegend des 7. Hals- und 1. Brustwirbels in ventraler Richtung bewirkt, so lange der Druck dauert, eine Abnahme des Strecktonus in beiden Vorderbeinen. Am besten geht man hierbei in der Weise vor, dass man den Thorax des Tieres mit der einen Hand umfasst und dabei mit dem Daumen auf die stark vorspringenden Dornfortsätze der genannten Halswirbel drückt. Die andere Hand prüft dabei den Tonus der Vorderbeine. Zur Abkürzung wollen wir diesen Reflex im nachfolgenden immer als den Vertebra prominens-Reflex bezeichnen. Er lässt sich auch dadurch auslösen, dass man den Hals mit der Hand umfasst und, ohne ihn irgendwie zu biegen, als Ganzes ventralwärts am Thorax entlang verschiebt.

In demselben Sinne wie dieser letztere Reflex wirkt eine kräftige Beugung der Halswirbelsäule in ihrem unteren Drittel in ventraler Richtung. Auch hierdurch wird die Gegend des letzten Halswirbels nach der ventralen Seite verschoben. Später zu schildernde Versuche

an den Hinterbeinen zeigten jedoch, dass an diesen letzteren die ventrale Verschiebung des letzten Halswirbels und die Ventralbeugung der Mitte der Halswirbelsäule genau entgegengesetzten Einfluss ausüben. Es erscheint daher zweckmässig, diese beiden Reflexe gleich von Anfang an zu unterscheiden. Demnach wird

2. durch Beugung der Halswirbelsäule in ventraler Richtung der Strecktonus der beiden Vorderbeine herabgesetzt und durch Beugung in dorsaler Richtung gesteigert. Der Tonus ist am grössten, wenn der Kopf gehoben ist und die Mundspalte in einem Winkel von 90° gegen die Brustwirbelsäule steht. Der Tonus ist am geringsten, wenn der Kopf gesenkt ist und die Mundspalte rechtwinklig gegen die Wirbelsäule steht. Am wirksamsten ist die Bewegung, wenn sie ungefähr in der Mitte der Halswirbelsäule ausgeführt wird. Die Bewegung zwischen Kopf und Atlas ist in der grossen Mehrzahl der Fälle sicher unwirksam. [Nur in einem Falle schien es, als ob auch diese Bewegung eine wenn auch schwache Wirksamkeit besässe; da aber bei diesem Versuche die Nackenmuskeln ziemlich starken Tonus hatten, so ist es möglich, dass durch diese die Bewegung auf die unteren Teile der Halswirbelsäule übertragen worden ist. In jedem Falle handelt es sich um eine sehr schwache und nur selten nachweisbare Wirkung.]

Die beiden zuletzt geschilderten symmetrischen Reflexe unterscheiden sich also von den unsymmetrischen Dreh- und Wendereflexen dadurch, dass sie hauptsächlich von der unteren (kaudalen) Partie der Halswirbelsäule ausgelöst werden, während jene durch Bewegungen in den obersten Halsgelenken hervorgerufen werden.

Auch für die beiden letztgeschilderten Reflexe ist es charakteristisch, dass sie bei jeder Lage des Tierkörpers im Raume sich in gleicher Weise nachweisen lassen.

V. Kopfbewegungsreflexe nach Ausschaltung der Halsreflexe (Labyrinthreflexe).

Zur Ausschaltung der Halsreflexe wurde in vier Versuchen die Durchschneidung der obersten Halsnervenpaare vorgenommen (einmal wurden die zwei ersten, dreimal die drei ersten Nervenpaare durchtrennt). Bei diesen Tieren traten auf Drehen und Wenden des Kopfes keine gegensinnigen Reaktionen mehr ein, vielmehr veränderte sich der Strecktonus im rechten und linken Beine stets gleichmässig. Ein solcher Erfolg konnte entweder von den Laby-

rinthen ausgehen oder durch die gleichsinnigen Reflexe von der unteren Halswirbelsäule bedingt sein, die im vorigen Abschnitt geschildert wurden. Um dieses zu entscheiden, hätte die Nervendurchschneidung auch auf die distaleren Halsnerven ausgedehnt werden müssen. Das ist aber bei dieser Untersuchung nicht durchführbar, weil dieselben (von der 4. oder 5. Wurzel ab) bereits Fasern zur vorderen Extremität schicken, deren Reflexe ja gerade untersucht werden sollen. Ausserdem ist durch Sherrington nachgewiesen, dass nach Durchschneidung der Hinterwurzeln die Enthirnungsstarre in den zugehörigen Muskeln nicht oder nur schlecht eintritt. Entscheidende Versuche konnten daher an Tieren mit durchschnittenen Halsnerven nicht angestellt werden.

Es blieb nur die Möglichkeit, Bewegungen mit dem ganzen Tiere auszuführen, ohne dabei die Stellung des Kopfes zum Rumpfe zu verändern, d. h. ohne Halsbewegungen auszuführen. Aus freier Hand ist das sehr schwierig zu machen. Aber auch nach sorgfältiger Befestigung des Tieres auf verschiedenen Modellen von Tierhaltern mit verschiedenen Kopfklemmen liessen sich für die entscheidenden Versuche keine wirklich einwandfreien Resultate erhalten. Wurde ein solches Brett mit dem aufgespannten Tiere in verschiedenen Richtungen im Raume gedreht, so kamen stets kleine Bewegungen des Rumpfes durch die Schwere zustande, welche besonders leicht Verschiebungen in der Halsgegend zustande brachten. Es wurden bei diesem Verfahren wohl, wie sich nachher herausstellte, brauchbare Resultate erhalten, aber zu wirklich beweisenden Versuchen, bei denen die Halsreflexe einwandfrei ausgeschaltet sein müssen, eignet es sich nicht.

Es gelingt, auf einfache und sichere Weise alle Halsreflexe auszuschliessen, wenn man den Kopf, den Hals und den Thorax fest eingipst.

Zu diesem Zwecke wird das Tier, wenn die Enthirnungsstarre sich gut entwickelt hat und das Rückenmark im untersten Brustteil durchtrennt ist, mit dem Rücken auf eine Bleiplatte von passender Breite gelagert, welche von den Frontalhöckern des Schädels bis etwa zum 10. Brustwirbel reicht. Auf dieser Platte wird das Tier mit einer Gipsbinde fixiert, welche den Thorax, Hals und Kopf einhüllt und die Trachealkanüle sowie die Vorderbeine bis zu den Schultern freilässt. Nunmehr wird kontrolliert, ob der Kopf richtig symmetrisch zum Rumpfe steht, und dann eine zweite Gipsbinde angelegt, durch welche zwei schmalere Bleiplatten rechts und links am Brustkorb, Hals und Kopf so befestigt werden, dass sie ungefähr senkrecht auf der ersten dorsalen Platte stehen. Die biegsamen Bleiplatten können vorher den Körperformen genau angepasst werden.

Mit einer dritten Binde wird dieser ganze Verband dann nochmals eingehüllt. Bei diasem Verfahren wird die Atmung des Tieres nicht behindert, da die Zwerchfell-Bauchwand-Exkursionen frei vor sich gehen können. Nach 10 bis 15 Minuten ist der Gips auf dem erwärmten Versuchstisch erstarrt, und die vordere Körperhälfte des Tieres ist dann so vollkommen immobilisiert, dass man sicher ist, bei jeder Lageänderung des Tieres nicht die geringste Bewegung in den Halsgelenken auszulösen. Mit einem einfachen Winkelmaass und einer Wasserwage lässt sich die Neigung der Ebene der Mundspalte gegen die Horizontale messen. Sollen auch Versuche an den Hinterbeinen angestellt werden, so wird das Rückenmark nicht durchtrennt und die dorsale Bleiplatte so lang genommen, dass sie bis zum Schwanzansatz reicht. Einige Touren der letzten Gipsbinde befestigen dann die Platte an der Beckengegend und den Hüften. Man muss dann sorgfältig darauf achten, dass der Bauch frei bleibt, weil sonst die Atmung behindert wird. Dass die Extremitäten ganz frei aus dem Gipspanzer hervorragen müssen, ist selbstverständlich. Auffallend und unerwartet war, dass dieser Verband, der doch einer so grossen Hautfläche des Tieres aufliegt, die Enthirnungsstarre so wenig hemmt. Meist ist ein sehr guter Strecktonus der Vorderbeine bei den eingegipsten Tieren vorhanden.

Im ganzen verfügen wir über 14 gelungene Versuche, in denen Tiere mit doppelseitig intakten Labyrinthen eingegipst wurden. Die Reaktionen fielen stets so gleichartig und typisch aus, dass zunächst das Resultat eines Experimentes geschildert werden soll, um nachher noch einige Besonderheiten der übrigen Versuche zu erwähnen. Wird das Tier so eingegipst, dass bei Rückenlage die Ebene der Mundspalte mit der Horizontalebene des Tisches parallel ist, so haben bei dieser Rückenlage die Vorderbeine einen gut ausgesprochenen Strecktonus. Der Kopf steht dann in der Lage 0° (vgl. Fig. 1 S. 463) zum Horizont. Wird nun das Kopfende gehoben, bis die Mundspalte 45° erreicht hat, so erfolgt eine maximale Streckung, und die Vorderbeine werden ganz steif. Wenn die Bewegung fortgesetzt wird, so dass die Schnauze senkrecht nach oben kommt (+ 90°), so nimmt der Tonus wieder etwas ab und sinkt weiter, wenn die Stellungen + 135° und 180° erreicht werden. Bei — 135° liegt das Minimum des Tonus; die Vorderbeine lassen sich in dieser Stellung leicht beugen und sind oft völlig schlaff. Jetzt befindet sich der Rücken oben, der Bauch unten, das Schwanzende des Tieres höher als der Kopf. Wird nun dieselbe Drehung fortgesetzt, so steigt der Tonus allmählich wieder an, was gewöhnlich bei — 90° deutlich wird; bei — 45° ist gewöhnlich schon wieder ein kräftiger Strecktonus vorhanden, der bei Erreichung der Ausgangsstellung (Rückenlage) weiter steigt und bei + 45° wieder sein Maximum erreicht. Genaue Versuche ergeben nun, dass von allen möglichen

Lagen im Raume wirklich die Lage, bei der der Kopf in der Stellung + 45° steht, den stärksten Strecktonus bedingt, und dass bei — 135° wirklich das einzige Minimum liegt. Es gibt also nur e i n e Maximum- und e i n e Minimumstellung. Alle übrigen Stellungen sind mit einem mittleren Tonus verknüpft. Bei der bisher geschilderten Drehung aus der Rückenlage um eine frontale Achse fällt es auf, dass von den beiden genau intermediären Stellungen (+ 135° und — 45°) in der letzteren der Tonus deutlich höher ist als in der ersteren. Im allgemeinen kann man sagen, dass in den Stellungen von — 80° über 0° nach + 80° der Strecktonus grösser ist als in den Stellungen von + 100° über 180° nach — 100°. Bei + 90° ist der Tonus immer deutlich höher als bei — 90°. Fig. 2 veranschaulicht die Streckung der Vorderbeine einer eingegipsten Katze beim Übergang von der Kopfstellung — 110° nach + 55°.

a



b



c



Fig. 2.

Zu Fig. 2 gehörig.

Aus einer kinematographischen Serienaufnahme.

Versuch 56. — Katze in Chloroformnarkose dezerebriert. ½ Stunde später Durchschneidung des Rückenmarkes am 12. Brustwirbel. Danach Eingipsen des Vorderkörpers bis zum 9. Brustwirbel. Mundspalte ca. 30° gegen die Wirbelsäule ventralwärts gebeugt.

Auf Fig. 2 *a* sieht man das Tier frei in der Luft gehalten. Kopf, Hals und Thorax sind im Gipsverband, aus dem die Vorderbeine frei hervorsehen. Die beiden Vorderpfoten sind durch Gummibänder gegen den Hals hingezogen. Der Strecktonus der Vorderbeine äussert sich also in der Spannung dieser Gummibänder und lässt sich durch den Winkel des Ellbogens messen. Auf Fig. 2 *a* ist das Kopfende des Tieres gesenkt, so dass die Mundspalte in der

Stellung — 110° steht. Das Tier befindet sich schon längere Zeit in dieser Stellung; der Tonus der Vorderbeine ist gering, der Ellbogenwinkel beträgt ca. 100°.

Darauf wird das Tier in der Luft um die Frontalachse herumgedreht, bis sich der Rücken unten befindet, das Kopfende gehoben ist und die Mundspalte sich in der Stellung + 55°, also nahezu in der Maximumstellung der Labyrinthreflexe, befindet. 3 Sekunden später ist Fig. 2 *b* aufgenommen. Der Tonus der Vorderbeinstrecker hat sich nicht geändert, der Ellbogenwinkel beträgt 95°. — 3,3 Sekunden danach beginnt eine langsame kräftige Streckung der Arme, welche im ganzen 5 Sekunden dauert, bis das Tonusmaximum erreicht ist. Dieses wird danach so lange beibehalten, als das Tier in unveränderter Lage gehalten wird.

Fig. 2 *c* ist ½ Sekunde nach Vollendung der Streckbewegung aufgenommen. Durch die Tonuszunahme der Streckmuskeln sind die Gummibänder gedehnt, die Zehen stehen viel höher als in Fig. 2 *b*, und der Ellbogenwinkel beträgt 150°.

Sehr charakteristisch ist die lange Latenz der Reaktion, welche 7½ Sekunden nach Beginn und 6,3 Sekunden nach Vollendung der Drehung einsetzt und erst 12½ Sekunden nach Beginn der Drehung vollendet ist.

Nimmt man als Ausgangsstellung die Seitenlage des Tieres, bei der ein mittlerer Tonus vorhanden ist, und dreht man das Tier nun um eine der Wirbelsäule parallele Achse, bis es in Rückenlage liegt, so steigt der Tonus; dreht man es in Bauchlage, so sinkt er. Bei dieser Bewegung wird aber das für das Versuchstier mögliche Maximum und Minimum des Tonus nicht erreicht, wie man sich leicht überzeugen kann, indem man bei der Rückenlage das Kopfende hebt oder in Bauchlage das Kopfende senkt. Im ersteren Falle erfolgt ein weiteres Steigen des Tonus, im letzteren Falle ein Sinken.

Aus der Seitenlage ist noch eine andere Drehung möglich, die um eine dorsoventrale Achse. Hierbei steigt der Tonus, wenn der Kopf gehoben wird; er sinkt, wenn der Kopf gesenkt wird. Auch bei dieser Bewegung wird weder das Maximum noch das Minimum des Strecktonus erreicht.

Falls das Tier nicht, wie bei der bisherigen Schilderung angenommen wurde, mit horizontaler Mundspalte eingegipst wurde, sondern wenn z. B. bei Rückenlage des Rumpfes die Mundspalte um einen Winkel von + 45° oder + 90° gegen die Horizontale gehoben ist, so ändert sich an dem beschriebenen Verhalten nichts, d. h. der maximale und der minimale Tonus treten bei genau derselben Lage des K o p f e s im Raume auf. Dagegen liegt dann der Rumpf natürlich anders. Ist das Tier mit einer um 45° gehobenen Mundspalte eingegipst, so liegt bei der Maximumstellung der Rumpf horizontal mit dem Rücken nach unten, bei der Minimumstellung horizontal mit dem Rücken nach oben. Wird aus der Seitenlage um die

Wirbelsäule als Achse in die Rückenlage gedreht, so wird der Tonus wirklich maximal; wird in Bauchlage gedreht, so wird er wirklich minimal. — Ist das Tier dagegen bei Rückenlage des Rumpfes mit vertikaler Mundspalte (+ 90°), also ventralwärts gebeugtem Kopfe, eingegipst, so steht bei der Maximumstellung der After um 45° höher als der Nacken (Rücken unten), bei der Minimumstellung der Nacken um 45° höher als der After (Rücken oben). — Am besten waren diese Verhältnisse zu erkennen bei einem nicht eingegipsten Tiere, das mit dem Körper auf einem Tierhalter befestigt war, während der Kopf mit einem Kopfhalter in verschiedenen Stellungen zum Rumpfe eingestellt werden konnte. Das Tier wurde um die horizontal stehende Wirbelsäule als Achse gedreht. Stand die Mundspalte bei Rückenlage des Tieres horizontal, so nahm beim Drehen nach der Bauchlage der Tonus ab, beim Drehen nach der Rückenlage zu. Wurde aber der Kopf stark dorsalwärts gebeugt, bis die Mundspalte senkrecht gegen die Wirbelsäule stand, so war jetzt bei Bauchlage des Rumpfes (Kopf + 90°) der Tonus maximal, bei Rückenlage (Kopf — 90°) minimal. Bei diesen Versuchen hängen eben die Veränderungen des Gliedertonus ausschliesslich ab von der jeweiligen Stellung des Kopfes im Raume, und es ist für das Ergebnis ganz gleichgültig, welche Stellung dabei der Rumpf im Raume einnimmt.

Hierdurch wird auch ein Einwand entkräftet, den jemand, der die oft ausserordentlich starken Tonusänderungen der Glieder nicht selbst gesehen oder gefühlt hat, leicht machen könnte. Wenn man ein so eingegipstes Tier in der Luft dreht und dadurch in verschiedene Stellungen zur Vertikale bringt, so kommen dadurch auch die Extremitäten in andere Lagen. Es ist zu erwägen, ob nicht allein hierdurch die beobachteten Tonusänderungen verursacht werden könnten. Diese Möglichkeit wird durch verschiedene Tatsachen ausgeschlossen: 1) Dieselben Reaktionen, die hier bei den eingegipsten Tieren durch Bewegung des ganzen Körpers im Raume verursacht werden, lassen sich bei Katzen mit frei beweglichem Kopf, wie später zu zeigen sein wird, durch ausschliessliche Bewegung des Kopfes bei feststehendem Rumpf und Gliedern hervorrufen. 2) Tiere mit doppelseitiger Labyrinthausschaltung haben gute Enthirnungsstarre, gute Haut-, Sehnen- und Muskelreflexe der Glieder, zeigen aber nach dem Eingipsen keine Spur einer Tonusänderung der Beine nach Bewegung im Raume. 3) Die Labyrinthreflexe haben manchmal (nicht immer) eine sehr lange Latenz, die 20—25 Sek. dauern kann. Die Muskeln der Glieder reagieren aber, wie Sherrington gezeigt hat, und wie sich leicht bestätigen lässt, auf veränderte Spannungsverhältnisse ihrer eigenen Muskulatur mit propriozeptiven Reflexen, welche eine sehr viel kürzere Latenz haben. Es ist ein sehr überraschender Anblick, dass wenn man ein eingegipstes Tier durch eine schnelle Bewegung aus einer Minimum- in eine Maximum-

stellung bringt, in der die Beine sehr bald eine ihrem ursprünglichen Tonus entsprechende Lage annehmen, plötzlich nach einer Latenz von beinahe einer 1/2 Minute eine langsame und kräftige Streckung der Vorderbeine einsetzt. (Vgl. auch die lange Latenz auf Fig. 2.)

Unter im ganzen 18 Versuchen an eingegipsten Tieren (davon 14 mit intakten Labyrinthen und 3 mit einseitiger Labyrinthexstirpation) lag in 15 Fällen die Maximumstellung des Kopfes bei + 45°, die Minimumstellung bei — 135°. Auch die zahlreichen Versuche an nicht eingegipsten Tieren liessen den Schluss zu, dass dieses bei weitem der häufigste Fall ist. Doch kommen einige Variationen vor, in denen diese beiden Stellungen verschoben sind. In einem Falle lag die Maximumstellung zwischen 0° und + 40°, die Minimumstellung zwischen + 135° und — 135°. In einem anderen Falle war das Maximum bei + 10°, das Minimum bei — 170°. In einem dritten ergab die erste Bestimmung das Maximum bei — 10°, das Minimum bei + 170°, während im weiteren Verlauf des Experimentes bei 0° maximaler, bei 180° minimaler Tonus gefunden wurde. Wenn also Abweichungen von den oben angegebenen Stellungen vorkommen, so liegen sie in der Regel für den maximalen wie für den minimalen Tonus bei mehr horizontal liegender Mundspalte.

Bei den bisher geschilderten Bewegungen der eingegipsten Katzen handelte es sich stets um Veränderungen der Lage des Kopfes gegen die Horizontalebene. Hierbei treten die beschriebenen sehr deutlichen Tonusänderungen der Glieder auf. Wie steht es nun, wenn die Drehung *in* der Horizontalebene erfolgt? Die Versuche an acht eingegipsten Tieren ergaben alle übereinstimmend, dass derartige Bewegungen *ohne jede Wirkung sind*. Liegt das Tier auf dem Rücken oder auf dem Bauche, so ist die Drehung um die (senkrecht stehende) Dorsoventralachse, liegt das Tier auf der Seite, so ist die Drehung um die (jetzt senkrecht stehende) Frontalachse ohne jeden Einfluss auf den Gliedertonus. Erst wenn bei einer Bewegung des Kopfes die Ebene der Mundspalte in irgendeiner Richtung einen anderen Winkel mit der Horizontalebene bekommt, ändert sich der Strecktonus der Glieder in dem oben angegebenen Sinne.

Ebenso sind alle reinen Progressivbewegungen ohne jeden Einfluss auf den Tonus. Wurden die Tiere in Rückenlage, Bauchlage oder Seitenlage auf ein Brett gelegt, so konnte man mit denselben mit der grösstmöglichen Geschwindigkeit in jeder beliebigen Richtung durch das Zimmer laufen, ohne dass irgendeine merkliche Änderung erfolgte; wurde dagegen das Brett geneigt, so trat jedesmal der erwartete Effekt ein.

Hat man in den Gipsverband vorher an den Stellen, von wo die Bullae am leichtesten zugänglich sind, zwei Fenster geschnitten, so kann man das Mittelohr freilegen und die Labyrinthe beider-

seits mit Kokain ausschalten. Danach sind dann alle Reaktionen der eingegipsten Tiere auf Stellungsänderungen im Raume erloschen. Der Tonus nahm in einigen solcher Versuche deutlich eine mittlere Höhe ein, welche geringer war als das frühere Maximum, aber beträchtlich höher als das frühere Minimum. Wird darauf bei einem solchen Tier der Gipsverband entfernt, so verhält es sich genau so, wie im vorigen Abschnitte geschildert wurde; auf Drehen und Wenden des Kopfes treten die gegensinnigen, auf Heben und Senken in den unteren Halsgelenken die gleichsinnigen Halsreflexe auf. — Wird der Gipsverband bei Tieren entfernt, bei denen man die Labyrinthe intakt gelassen hat, so kann man an ihnen studieren, wie sich die Halsreflexe auf die vorher ausschliesslich vorhandenen Labyrinthreflexe superponieren.

Für die Physiologie des Labyrinthes ist von Wichtigkeit, dass die geschilderten Reaktionen bei den eingegipsten Tieren nicht hervorgerufen werden durch Progressivbewegungen. Ebenso können die Winkelbeschleunigungen als solche nicht den wirksamen Reiz abgeben. Denn sonst müsste es zum mindesten eine Körperlage geben, bei welcher durch Drehung in einer horizontalen Ebene sich eine Reaktion auslösen liesse. Dieses ist aber sicherlich nicht der Fall. Die Reaktionen werden hervorgerufen nicht durch die Bewegung, sondern durch die Lage des Kopfes im Raume. Damit stimmt überein, dass der jeweilige Tonuszustand auch bei den eingegipsten Tieren so lange andauert, als der Kopf seine Lage im Raume beibehält. Es sind Reflexe der Lage. Mangels eigener Versuche soll hier die Frage nicht erörtert werden, auf welchen Teil des Labyrinthes die Auslösung der Reflexe zurückgeführt werden muss. Anhänger der Mach-Breuer'schen Theorie werden am ersten an die Otolithen denken. Über die Lage des Labyrinthes im Katzenkopf macht Breuer einige Angaben. Da Herr Dr. Quix aber die Freundlichkeit gehabt hat, zwei Labyrinthe für uns zu fixieren, um Serienschnitte und Plattenmodelle anzufertigen, so soll die Frage, welche Stellung die Labyrinthe im Raume bei der Maximum- und bei der Minimumstellung des Kopfes einnehmen, erst erörtert werden, wenn die Ergebnisse dieser Untersuchung vorliegen.

VI. Labyrinthreflexe nach einseitiger Labyrinthausschaltung.

Wir hatten erwartet, dass nach einseitiger Labyrinthausschaltung die im vorigen Abschnitt geschilderten Labyrinthreflexe verändert

sein würden, indem entweder nur noch die Extremitäten der einen Körperseite reagierten oder doch wenigstens die Reaktion auf der einen Seite schwächer ausfallen würde als auf der anderen. Zu unserer Überraschung stellte es sich aber heraus, dass ein Labyrinth genügt, um die Extremitäten der rechten und der linken Körperseite im gleichen Sinne und mit gleicher Stärke zu beeinflussen. Es ergab sich dieses als konstantes Resultat in fünf Versuchen an Katzen, denen 17, 21, 28, 31 und 114 Tage vorher das Labyrinth der einen Seite exstirpiert worden war, und die nach der Dezerebrierung eingegipst wurden. Die Tiere waren in der Zwischenzeit genau beobachtet worden und hatten alle für einseitigen Labyrinthausfall charakteristischen Erscheinungen gezeigt. Nach der Dezerebrierung trat gute Enthirnungsstarre ein, die aber auf beiden Körperseiten mit gleicher Intensität vorhanden war (eine Beobachtung, die auch Prof. Sherrington nach freundlicher Mitteilung gemacht hat). Darauf wurden sie, nachdem das Rückenmark im untersten Brustteil durchtrennt war, eingegipst. Die Reaktionen auf Lageänderungen im Raume waren danach genau dieselben, wie sie im vorigen Abschnitt für Tiere mit intakten Labyrinthen geschildert worden sind. Inbesondere liess sich niemals ein Unterschied in der Stärke der Reaktionen des rechten und linken Vorderbeines entdecken, trotzdem natürlich hierauf besonders geachtet wurde,

Dieses Ergebnis wurde noch in einem Versuche kontrolliert, in welchem eine normale Katze dezerebriert und nach Durchtrennung des Rückenmarkes eingegipst wurde. Sie zeigte darauf alle Reaktionen, die im vorigen Abschnitt geschildert sind; die Maximumstellung war bei $+45^{0}$, die Minimumstellung bei -135^{0}. Darauf wurde durch ein Fenster im Gipsverband das linke Labyrinth mit Kokain ausgeschaltet. Der Tonus des linken Vorderbeines war danach deutlich etwas geringer als der des rechten. Dieses linke Bein reagierte aber auf jede Lageänderung des Tieres im Raume in genau derselben Weise und ebenso stark wie das rechte. Danach wurde auch das rechte Labyrinth mit Kokain ausgeschaltet. Der Erfolg war, dass nunmehr jede Reaktion des eingegipsten Tieres auf Lagewechsel vollständig aufgehoben war.

Es genügt also ein Labyrinth, um den Gliedertonus auf beiden Körperseiten gleichmässig zu beeinflussen.

VII. Allgemeiner Charakter der Tonusänderungen.

Bisher ist immer davon gesprochen worden, dass auf Änderung der Kopfstellung der Gliedertonus entweder zu- oder abnimmt. Bei der sehr verschiedenen Bedeutung, welche z. Z. dem Ausdruck „Tonus“ gegeben wird, erscheint es nötig, genauer zu beschreiben, in welcher Weise sich die beschriebenen Tonusänderungen äussern.

Wenn durch Labyrinth- oder Halsreflexe der Tonus der Beine zunimmt, so sieht man gewöhnlich direkt eine deutliche Streckung eintreten, welche um so augenfälliger ist, je mehr das betreffende Glied vorher gebeugt war. Legt man den Finger an die Pfote, so fühlt man, dass diese Streckung meist mit grosser Kraft geschieht, und dass dabei selbst ein starker Gegendruck des Fingers überwunden werden kann. Hat man vorher mit einem Faden ein Gewicht von 50 oder 100 g an einer Zehe befestigt und den Faden so über eine Rolle geführt, dass der Zug des Gewichtes das Bein zu beugen strebt, so wird dieses Gewicht bei der Tonuszunahme gehoben, d. h. der Streckmuskel verkürzt sich bei gleich bleibender Belastung. Andererseits braucht man eine grössere Kraft, um den Muskel wieder auf seine ursprüngliche Länge zu bringen: er hat eine erhöhte Spannung gewonnen. In guten Versuchen wird das Glied bei der Tonuszunahme völlig steif wie ein Stock und lässt sich selbst mit grossem Kraftaufwand kaum mehr beugen. Diese Veränderung betrifft hauptsächlich das Schulter- und Ellbogengelenk; die Fuss- und Zehengelenke sind deutlich weniger beteiligt, wenn auch manchmal hier ebenfalls eine Streckung, verbunden mit Spreizung und Heraustreten der Krallen, zu sehen ist. Am leichtesten festzustellen sind natürlich immer die Veränderungen im Ellbogengelenk. Steht das Tier in Fussstellung auf seinen Vorderbeinen, und unterstützt man den Hinterkörper nur so weit, dass die Vorderbeine die ganze Last des Thorax tragen, so sieht man, wie auf Heben des Kopfes der ganze Rumpf durch die Tonuszunahme der Vorderbeine kräftig in die Höhe gehoben wird. Wird danach der Kopf wieder gesenkt, so sinkt der Körper wieder herunter. Die Tonusabnahme kann in einzelnen Versuchen bis zur völligen Erschlaffung gehen; in anderen Fällen kann man nur eine einfache Abnahme des Strecktonus nachweisen, kenntlich daran, dass das Glied durch die gleiche Belastung stärker gebeugt wird, und dass man, um eine gleiche Beugung herbeizuführen, einen geringeren Druck nötig hat als vorher. Diese Veränderungen

sind so hochgradig, dass sie von jedem ohne vorhergehende Übung wahrgenommen werden können.

In denjenigen Fällen, wo sich aus irgendeinem Grunde die Enthirnungsstarre beim Versuchstier nur schlecht entwickelt hat, kann man die Tonusänderung auf die Weise untersuchen, dass man den Winkel bestimmt, bei welchem der erste Widerstand zu fühlen ist, wenn man mit leichtem Fingerdruck das gestreckte Glied beugt. Wenn man durch eine geeignete Kopfbewegung den Tonus verstärkt, so fühlt man diesen Widerstand schon bei einer geringeren Beugung des Gliedes, als wenn der Tonus niedrig ist. (Z. B. fühlte man in einem Versuche bei maximalem Tonus den ersten Widerstand, wenn der Unterarm im Ellbogen um 30° aus dem Streckstande gebeugt war, während bei minimalem Tonus die Beugung 50—70° betragen musste, bis man den ersten Widerstand fühlte.)

Bei der Enthirnungsstarre geraten nur die Streckmuskeln der Glieder in aktive tonische Kontraktion; die Beugemuskeln sind an der Enthirnungsstarre unbeteiligt. Daher äussert sich der Erfolg einer veränderten Kopfstellung bei solchen Präparaten auch am sinnfälligsten an den Streckmuskeln, und es erhebt sich die Frage, ob sie die allein beteiligten Erfolgsorgane an den Extremitäten sind. Wenn man eine grössere Anzahl von Versuchen macht, so bekommt man gelegentlich Resultate, welche eine Beteiligung der Beugemuskeln an den hier geschilderten Reflexen aufweisen. Wenn man nämlich bei Tieren mit sehr hochgradigen Tonusänderungen durch eine geeignete Kopfbewegung ein Minimum des Strecktonus herbeiführt, bei dem die Extensoren wirklich völlig erschlaffen, so tritt manchmal dabei eine aktive Beugung auf. Diese lässt sich dann nachweisen durch den Widerstand, den das betreffende Glied einer passiven Streckung entgegengesetzt. In einem besonders deutlichen Versuch wurde das Tier in Bauchlage in der Luft gehalten und dann der vorher gehobene Kopf ventralwärts gesenkt. Dieses bewirkte ein sofortiges Nachlassen des vorher vorhandenen Strecktonus; aber die Beine hingen nun nicht einfach der Schwere folgend schlaff nach unten herab, sondern wurden durch aktive Beugung an den Leib heraufgezogen. Auch diese Beugungen sind im Ellbogen stärker ausgesprochen als im Handgelenk. Es gilt demnach auch für die hier besprochenen Reflexe das Gesetz der reziproken Innervation (Sherrington). Eine Hemmung des Strecktonus geht einher mit Kontraktion der Beuger, und wenn der Strecktonus zunimmt,

werden die Beuger gehemmt. (Auch Sherrington hat, wie sich aus den uns übersandten Protokollen ergibt, auf Kopfdrehen in einem Falle eine aktive Beugung des Knies des hinteren „Schädelbeines" beobachtet.) Die Beteiligung der Beuger lässt sich in geeigneten Fällen sowohl für die Labyrinth- wie für die Halsreflexe nachweisen. Es werden im weiteren Verlaufe dieser Arbeit noch Beobachtungen mitzuteilen sein, welche die Beteiligung der Beugemuskeln noch sinnfälliger zeigen. (S. 526 ff.)

Es ist von Sherrington nachgewiesen, dass die Enthirnungsstarre aufhört oder ausbleibt in einer Extremität, deren zugehörige hintere Wurzeln durchschnitten werden. Es lässt sich zeigen, dass auch an einem solchen tonuslosen oder richtiger tonusarmen Gliede (denn ganz schlaff wird es oft auch dann noch nicht) die Reaktion auf veränderte Kopfstellung noch nachweisbar ist. Bei einer Katze wurde in tiefer Chloroformnarkose der Rückenmarkskanal am Nacken eröffnet und extradural auf der linken Seite die Hinterwurzeln vom 5. Zervikal- bis 2. Thorakalnerven inklusive durchtrennt. Die Sektion bestätigte später die Vollständigkeit der Durchschneidung. Darauf wurde dezerebriert und 35 Min. später das Rückenmark am 11. Brustwirbel quer durchschnitten. Das rechte Bein zeigte starke Starre; das linke war sehr viel schlaffer. Auf Heben und Senken des Kopfes bei Rückenlage des Tieres reagierten aber beide Beine im gleichen Sinne. Befand sich die Mundspalte um 45° über die Horizontale gehoben, so war in beiden Beinen der Tonus, besonders des Ellbogens maximal (wobei er aber im linken stets viel geringer war als im rechten); wurde der Kopf aus dieser Stellung in dorsaler oder ventraler Richtung entfernt, so sank der Tonus. Im wesentlichen handelt es sich hierbei, wie weiter unten gezeigt wird, um Labyrinthreflexe. Bei der Enthirnungsstarre kann man also den Tonus eines Beines, dessen afferente Bahnen durchtrennt sind, noch durch veränderte Kopfstellung beeinflussen. Die durch eine bestimmte Kopfstellung ausgelösten Erregungen sind eine selbständige Quelle für den Tonus der Glieder.

Sehr auffällig ist die lange Latenz, welche den geschilderten Reflexen eigen ist; die Latenzzeiten wechseln in den verschiedenen Versuchen ausserordentlich. Für die Labyrinthreflexe wurden folgende Zeiten gemessen:

$^3/_4$, $^1/_4$, $^1/_2$, $^1/_3$, 1, $^3/_4$, 1, 1, 1, 1, 3, 3 Sek.
1, 1, 1, 1, 4, 4, 5, 1, 2 Sek.

11, 13, 9, 15, 4, 13 Sek.
8, $7^1/_2$, 13 Sek.
20 Sek.
23, 8, 5 Sek.
20, 10 Sek.

Für die Halsreflexe fand sich

auf Drehen: $^1/_2$, 1, 1, $^1/_2$, 1 Sek.
$^1/_3$, $^1/_2$ Sek.
auf Wenden: $^1/_2$, $^1/_2$, 6 Sek.

Die kürzeren Latenzzeiten dieser Liste sind nach kinematographischen Aufnahmen bestimmt, bei denen ein Metronom mitphotographiert worden war; die längeren Latenzzeiten wurden während der Experimente nach dem Schlagen eines Metronomes durch Zählen bestimmt. Genauere Messungen sind vorläufig unterblieben, weil, wenn man die Stelluug des Kopfes ändert, man niemals weiss, ob man den Beginn, den Verlauf oder das Ende der Kopfbewegung als Reizmoment annehmen soll, und daher in jede solche Bestimmuug immer etwas Willkürliches kommt.

Die angeführten Zahlen zeigen, dass nach den bisherigen Versuchen die Halsreflexe häufig kurze Reflexzeiten haben, die zwischen $^1/_3$ Sek. und 1 Sek. liegen, dass aber auch einmal eine Latenz von 6 Sek. gefunden wurde. Die Latenzen der Labyrinthreflexe schwanken zwischen $^1/_4$ und 23 Sek. Besonders die Versuche mit den langen Latenzen sind ausserordentlich demonstrativ. Fig. 2 (s. o. S. 473.) zeigt einige Proben aus einer Kinoaufnahme der Labyrinthreflexe bei einer eingegipsten Katze, bei welcher beim Drehen in die Maximumstellung erst nach $7^1/_2$ Sek. die langsame tonische Streckung der Vorderbeine begann und nach $12^1/_2$ Sek. beendet war.

Über die Form der besprochenen Tonusänderungen erhält man am besten durch graphische Registrierung Aufschluss. Einige charakteristische Kurven seien hier wiedergegeben (weitere Kurven s. u. Fig. 6, 7, 9, 12—14). Fig. 3 zeigt die Bewegungen des rechten Vorderbeines bei einer (nicht eingegipsten) Katze, die sich in Rückenlage befindet. Der rechte Oberarm ist mit einer Klemme in senkrechter Stellung fixiert; der rechte Unterarm ist frei beweglich; an der rechten Pfote hängt ein Gewicht von 100 g, welches das Bein im Ellbogengelenk zu beugen strebt. Ausserdem ist die Pfote mit einem leichten Schreibhebel verbunden.

Streckung des Beines bewirkt Abwärtsbewegung des Hebels. Im Beginn der Kurve ist die Mundspalte um 30° über die Horizontale gehoben; der Kopf befindet sich also nahe der Maximumstellung der Labyrinthreflexe. Bei *1* wird der Kopf stark ventralwärts gebeugt (140°), so dass die Schnauze zwischen den Vorderbeinen steht. Der Erfolg ist ein Nachlassen des Tonus, das zuerst sehr schnell, dann langsamer erfolgt, bis schliesslich die Linie sich der Horizontalen nähert. Man sieht, dass es sich um eine rein tonische Reaktion handelt, welche so lange andauert, als der Kopf sich in dieser Stellung befindet ($1^1/_2$ Min.) Darauf wird der Kopf wieder in die Maximumstellung zurückgeführt (*2*), worauf sofort wieder der Strecktonus

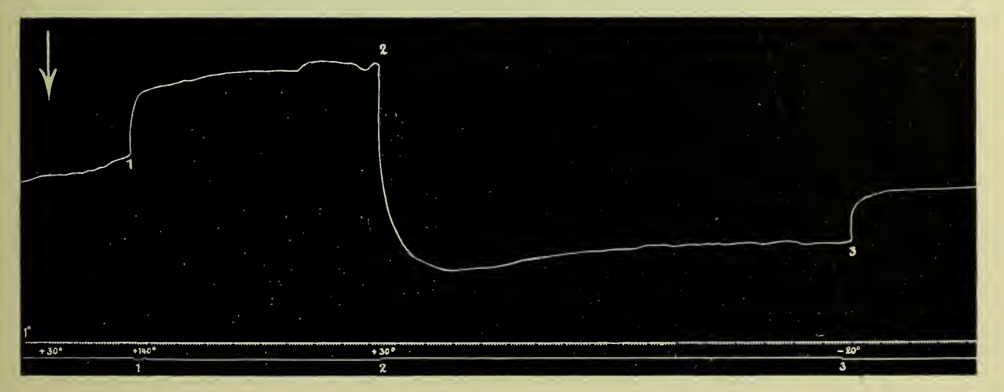


Fig. 3 (auf $^1/_4$ verkleinert).

zurückkehrt und $2^3/_4$ Min. lang bestehen bleibt. Bei *3* wird der Kopf in dorsaler Richtung aus der Maximumstellung entfernt, die Mundspalte —20° unter die Horizontale gesenkt, und alsbald sinkt der Tonus wieder ab, aber nicht so stark als vorhin bei (*1*) auf stärkste Ventralbeugung des Kopfes. Diese Kurve zeigt also, wie auf veränderte Stellung des Kopfes das Bein ohne weiteres seine neue tonische Ruhelage annimmt.

Zu Fig. 3 gehörig.

Versuch 62. — Katze in Chloroformnarkose dezerebriert. $^1/_2$ Stunde später Durchschneidung des Rückenmarkes am 12. Brustwirbel. — Das Tier liegt in Rückenlage auf einem erwärmten Tisch, die Hinterbeine sind festgebunden, der Kopf ist in einen Kopfhalter eingespannt, durch den er in verschiedenen Stellungen fixiert werden kann. Der rechte Oberarm ist durch eine Klemme so an einem Stativ fixiert, dass Beugung und Streckung im Ellbogen ungehindert vor sich gehen kann, und dass der Oberarm vertikal steht. Die rechte Pfote ist durch 100 g belastet, welche das Ellbogengelenk zu beugen streben.

Ausserdem ist die rechte Pfote durch einen Faden mit dem Schreibhebel verbunden. Hebelvergrösserung dreifach, Hebelbelastung 1½ g. Streckung des Ellbogens bewirkt Abwärtsbewegung des Hebels. Zeit in Sekunden (jede 10. Sekunde fällt aus).

Im Beginn des Versuches steht der Kopf symmetrisch zum Rumpf und nahezu in Maximumstellung, die Schnauze ist + 30° über die Horizontale gehoben.

Bei *1* wird der Kopf ventralwärts gebeugt, bis die Schnauze zwischen den Beinen steht (+ 140°). Hierdurch wird sowohl von den Labyrinthen wie von den unteren Halsgelenken aus der Strecktonus vermindert, und das Bein wird daher durch das belastende Gewicht stärker gebeugt. Die neue Stellung wird durch eine direkte Beugebewegung erreicht und tonisch beibehalten.

Bei *2* (1½ Minuten später) wird der Kopf wieder in die ursprüngliche Stellung zurückbewegt, es erfolgt Streckung des Ellbogens, die während 2¾ Minuten andauert und dabei nur wenig vermindert wird.

Bei *3* wird der Kopf wieder aus der Maximumstellung entfernt, aber dieses Mal in dorsaler Richtung, so dass die Mundspalte um — 20° unter die Horizontale gesenkt ist. Der Labyrinthtonus wird dadurch vermindert. Von der Basis der Halswirbelsäule aus macht sich aber der entgegengesetzte Einfluss geltend. Daher erfolgt nur eine geringe Abnahme des Tonus.

Es gibt aber noch einen anderen Reaktionstypus, der ungefähr ebenso häufig zu beobachten ist, und den Fig. 4 veranschaulicht. Die Katze liegt in diesem Versuche auf der rechten Seite, der linke Oberarm ist mit einer Klemme fixiert, die linke Pfote ist mit dem leichten Schreibhebel verbunden, ein Gewicht von 100 g ist mittelst Faden und Rolle so an der linken Pfote befestigt, dass es den linken Ellbogen zu beugen strebt. Streckung des Beines bewirkt eine Aufwärtsbewegung des Hebels. Zu Beginn des Versuches steht der Kopf in symmetrischer Stellung zum Rumpfe (9). Bei 10 wird der Kopf nach links gewendet, so dass die Schnauze nach oben sieht und das registrierende Bein zum Kieferbein wird. Infolgedessen tritt eine hochgradige Tonuszunahme ein. Diese erfolgt aber im Gegensatz zu dem vorher geschilderten Versuche nicht so, dass das Bein sofort seine neue tonische Gleichgewichtslage annimmt, sondern es wird zuerst eine sehr kräftige Streckung ausgeführt, so dass der Hebel seinen oberen Anschlag erreicht; danach geht der Tonus wieder langsam zurück, und das Bein hat sich erst nach etwa 2 Min. auf eine Tonuslage eingestellt, welche sehr viel höher liegt als die Ausgangsstellung. Diese Form der Reaktion charakterisiert sich also dadurch, dass das Bein zuerst eine exzessive Bewegung ausführt, gewissermaassen über das Ziel hinausschiesst und erst danach seinen endgültigen Stand gewinnt. In diesem Falle wurde die Kopfstellung

5 Min. beibehalten. Dann wurde die umgekehrte Kopfwendung ausgeführt, welche zu einem starken Tonusverlust führt, der in diesem Falle aber in ähnlicher Weise eintrat wie in dem Versuche, dem Fig. 3 entstammt. Beide Formen der Reaktion lassen sich also manchmal in demselben Versuche beobachten.

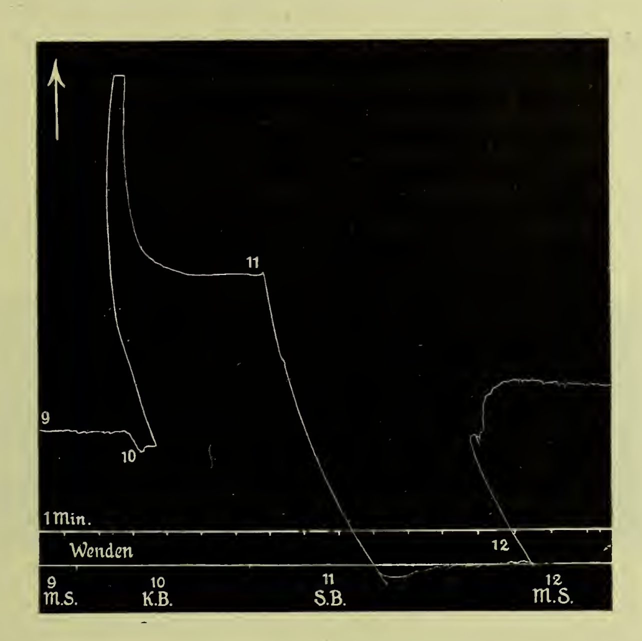


Fig. 4 (auf $^1/_2$ verkleinert).

Zu Fig. 4 gehörig.

Versuch 68. — Katze in Chloroformnarkose dezerebriert. $^1/_4$ Stunde später Durchschneidung des Rückenmarkes am 12. Brustwirbel. — Das Tier liegt in rechter Seitenlage. Der linke Oberarm ist mit einer Klemme fixiert. Die linke Pfote wird durch ein Gewicht von 100 g belastet, das den Ellbogen zu beugen strebt. Streckung macht Aufwärtsbewegung des Hebels. Hebelvergrösserung $1^1/_2$ fach. Zeit in Minuten.

Im Beginn der Kurve (*9*) steht der Kopf symmetrisch zum Rumpf.

Bei (*10*) wird der Kopf nach links gewendet, so dass er mit der Schnauze nach oben steht. Das obere Bein wird dadurch zum Kieferbein. Durch kombinierte Wirkung der Labyrinth- und Halswendereflexe, welche sich gegenseitig verstärken, nimmt der Strecktonus zu; es erfolgt erst eine exzessive Streckung, worauf sich allmählich der Streckstand auf mittlerer Höhe einstellt.

(*11.*) Nach 5 Minuten wird der Kopf nach rechts gewendet, so dass er mit der Schnauze nach unten sieht. Durch Kombination der Labyrinth- und Halswendereflexe erfolgt starke Abnahme des Tonus, das Bein wird durch das angehängte Gewicht gebeugt; das tiefe Tonusniveau wird aber direkt erreicht.

(*12.*) Nach 5 Minuten wird der Kopf in die Ausgangsstellung, symmetrisch zum Rumpf, zurückgedreht. Das Bein nimmt darauf wieder den mittleren Tonus an, der ziemlich genau mit dem Tonus zu Anfang der Kurve überinstimmt.

Wie in diesem letzten haben wir es in vielen Versuchen feststellen können, dass, wenn der Kopf 5—10 Minuten in einer bestimmten Stellung festgehalten wurde, auch der Gliedertonus ebenso lange ein hoher oder niedriger blieb. Wurde die betreffende Kopfstellung danach wieder rückgängig gemacht, so ging auch die zugehörige Tonusreaktion wieder zurück. Häufig (nicht immer) kann man dann sehen, dass das Bein danach wieder genau die ursprüngliche Länge wiedergewinnt. Ist das belastende Gewicht aber für den z. Zt. anwesenden Tonus etwas zu schwer, so kann sich die



Fig. 5 (auf 1/5 verkleinert).

Gesamtstellung des Beines allmählich in der Richtung einer Beugung verschieben. Einem solchen Versuch entstammt Fig. 5. Das Tier liegt in Rückenlage; die Versuchsanordnung ist wie bei Fig. 3. Streckung bewirkt Abwärtsbewegung des Hebels. Das Tier hat schon zu einer ganzen Reihe von graphischen Aufzeichnungen gedient; die Pfote ist mit 50 g belastet. Im Anfang der Kurve ist die Mundspalte — 20° unter die Horizontale gesenkt. Bei 24 wird der Kopf in die Maximumstellung + 30° gebracht. Es erfolgt Streckung, welche zuerst sehr hochgradig ist, dann im Verlauf von 7 Minuten allmählich wieder teilweise zurückgeht. Die Kopfstellung wird im ganzen 28 Minuten lang unverändert gelassen. Das Bein behält seine neugewonnene tonische Stellung ruhig bei; nur nach 21 Minuten erfolgt eine langsame vorübergehende tonische Streckung. Nach 28 Minuten wird der Kopf wieder in seinen ursprünglichen Stand gebracht, worauf alsbald ein Nachlassen des Tonus erfolgt und nach etwa 2½ Minuten eine neue Ruhelage bei vermindertem Tonus gewonnen wird.

den ersten Schritt nach vorne macht, wobei dann der Ellbogen ge-
Es wurden aber auch Versuche beobachtet, in denen die Extremität eine volle Stunde lang ihren Tonus bei unveränderter Kopfstellung ganz unverändert beibehielt, und der Hebel bei stillstehender Kymographiontrommel seinen Stand nicht änderte, um danach bei Änderung der Kopfstellung prompt in der gesetzmässigen Weise zu reagieren. — Die angeführten Kurvenbeispiele werden genügen, um zu zeigen, dass es sich bei den beschriebenen Reflexen um tonische Reaktionen von bisher nicht bekannter Intensität und Dauer handelt.

Zu Fig. 5 gehörig.

Versuch 65. — Katze in Chloroformnarkose dezerebriert. Nach 20 Minuten Durchschneidung des Rückenmarkes am 12. Brustwirbel. Das Tier liegt in Rückenlage, der rechte Oberarm ist mit einer Klemme fixiert. Die rechte Pfote ist zuerst mit 100 g, später als dieses zu viel scheint, mit 50 g belastet, welche den Ellbogen zu beugen streben. Hebelvergrösserung dreifach. Streckung bewirkt Abwärtsbewegung des Hebels. Zeit in Minuten.

Zu Anfang des Versuches befindet sich der Kopf in Mittelstellung, die Mundspalte ist — 20° unter die Horizontale gesenkt.

Bei (*24*) wird der Kopf in ventraler Richtung gebeugt, bis die Mundspalte + 30° über die Horizontale gehoben ist. Der Erfolg ist eine Streckung durch Labyrinthreflex, welche im Laufe der folgenden 7 Minuten partiell zurückgeht, um sich danach auf ziemlich gleichem Niveau zu halten. Nach 21 Minuten erfolgt eine vorübergehende tonische Streckung.

(*25*.) Nachdem die Kopfstellung 28 Minuten unverändert beibehalten worden ist, wird der Kopf nunmehr wieder in die Ausgangsstellung (— 20°) zurückbewegt. Es erfolgt durch Labyrinthreflex sofortiges Nachlassen des Tonus, der nach 2½ Minuten sich auf ein vermindertes Niveau einstellt, welches etwas niedriger ist, als der Tonus im Beginn der Kurve.

Bei Versuchen mit sehr lebhaften Reflexen kann es vorkommen, dass der tonische Zustand der Extremitäten unterbrochen wird durch Anfälle von sehr heftigen alternierenden Laufbewegungen. Diese erfolgen niemals bei minimalem Gliedertonus, sondern nur bei mittlerem bis maximalem Tonus. Sie lassen sich, auch wenn sie noch so hochgradig sind, jederzeit sofort hemmen, indem man durch geeignete Kopfdrehung den Strecktonus herabsetzt. Wird der maximale Tonus allein von den Labyrinthen aus veranlasst, wobei die beiden Vorderbeine gleichmässig gestreckt werden, so ist das Bein, das mit den Laufbewegungen beginnt, nicht eindeutig bestimmt. Sowie aber durch Drehen oder Wenden eine ungleichmässige Beeinflussung der Beine stattfindet, so gilt als ausnahmslose Regel, dass immer das „Schädelbein“, d. h. das Bein mit dem geringeren Tonus

beugt wird. Diese Laufbewegungen können so heftig sein, dass das Tier dadurch vom Tisch geschleudert wird.

VIII. Reaktionen der Hinterbeine auf veränderte Kopfstellung.

In den bisher geschilderten Versuchen über den Einfluss der Kopfstellung auf die Vorderbeine war stets das Rückenmark im untersten Brustteil durchschnitten worden, um eventuelle Störungen durch Reflexe von der hinteren Körperhälfte zu vermeiden, und um den Strecktonus der Vorderbeine nach Möglichkeit zu steigern. Nachdem aber die verschiedenen Reflexe an den Vorderbeinen klargestellt waren, musste nun auch das Verhalten der Hinterbeine untersucht werden. Daher wurden neun Versuche an Tieren mit intaktem Rückenmark angestellt. Bei ihnen war die Starre der vorderen Extremitäten geringer, die der Hinterbeine gut ausgesprochen. Solche Tiere stehen, wie Sherrington gezeigt hat, nach der Dezerebrierung gut und ohne Unterstützung auf ihren vier Pfoten. Nachdem sich die Starre entwickelt hatte, waren die bisher geschilderten Reflexe auf die Vorderbeine ebenso deutlich nachzuweisen, wie bei den bisherigen Experimenten. Zunächst reagierten aber die Hinterbeine noch nicht mit bei den Kopfbewegungen, trotzdem sie im übrigen alle bekannten gleichseitigen und gekreuzten Reflexe (Patellarreflex, Beuge- und Streckreflexe usw.) zeigten.

Es dauerte dann 1—2 Stunden, bis auch an den Hinterbeinen Reaktionen auf veränderte Kopfstellung auftraten, die dann im weiteren Verlaufe des Versuches allmählich an Stärke zunahmen. Stets aber blieben die an den Hinterbeinen sichtbaren Kopfdrehungsreflexe schwächer als die der Vorderbeine. Im einzelnen stellte sich folgendes Verhalten heraus:

I. Labyrinthreflexe.

An eingegipsten Tieren reagierten die Hinterbeine auf Änderungen der Lage im Raume in genau der gleichen Weise wie die Vorderbeine. Es gibt nur eine Lage im Raume, bei der maximaler, und nur eine, bei der minimaler Strecktonus eintritt. Diese Lagen sind für alle vier Extremitäten die gleichen. Meist liegt das Maximum bei + 45°, das Minimum bei — 135°. In einem Falle lag das Maximum für Vorder- und Hinterbeine bei 0°, das Minimum bei 180°.

II. Halsreflexe.

Diese wurden nach doppelseitiger Ausschaltung der Labyrinthe mit 20%igem Kokain untersucht.

A. Gegensinnige Reaktionen der beiden Hinterbeine auf Drehen und Wenden des Kopfes.

Auch diese erfolgen genau nach denselben Gesetzen wie an den Vorderbeinen. Immer zeigt das „Kieferbein" eine Zunahme, das „Schädelbein" eine Abnahme des Strecktonus. Das „Schädelbein" kann dabei aktiv gebeugt werden. Drehen scheint auch auf die Hinterbeine stärker zu wirken als Wenden. Es wurde schon oben erwähnt, dass Sherrington die Tonusabnahme des hinteren „Schädelbeines" auf Kopfdrehen ebenfalls beobachtet hat.

B. Gleichsinnige Reaktionen auf Bewegungen in der unteren und mittleren Halswirbelsäule.

1. „Vertebra-prominens-Reflex". Drückt man in ventraler Richtung auf die Dornfortsätze des untersten Hals- und obersten Brustwirbels, so werden die Vorderbeine schlaff. Die Hinterbeine reagieren in demselben Sinne, aber schwächer; manchmal ist die Reaktion nur angedeutet.

2. Beugen des Kopfes in dorso-ventraler Richtung (Heben-Senken) führt, wenn die Bewegung in der Mitte der Halswirbelsäule ausgeführt wird, etwa in der Gegend des 4. Halswirbels, zu geringen Veränderungen des Vorderbeintonus: Beugung ventralwärts führt zu Abnahme, Beugung dorsalwärts zu Steigerung des Tonus. Genau im umgekehrten Sinne reagieren die Hinterbeine. Wird der Kopf ventralwärts gebeugt, bis die Mundspaltenebene senkreeht zür Wirbelsäulenachse steht, so zeigen die Hinterbeine eine Tonuszunahme; wird der Kopf dorsalwärts gebeugt, bis die Mundspalte senkrecht zur Wirbelsäule steht, so werden die Hinterbeine schlaff. Es ist dieses also der einzige Fall, in welchem die Hinterbeine anders reagieren als die Vorderbeine. Es ist auch der einzige Fall, in dem nach unseren Versuchen die Hinterbeine stärker reagierten als die Vorderbeine. Bewegung des Kopfes in dorsoventraler Richtung, die nach Ausschaltung der Labyrinthe bei fixiertem Atlas allein im Atlanto-Occipitalgelenk ausgeführt wird, ist meist ohne Wirkung; in einem Falle wurde eine schwache Reaktion gefunden, von der aber nicht sicher ist, ob sie nicht durch den unvermeidlichen Zug an den gespannten Halsmuskeln hervorgerufen wurde (s. o. S. 470).

Es wurde oben schon darauf hingewiesen, dass an den Vorderbeinen die beiden zuletzt besprochenen Reflexe im gleichen Sinne

wirken und sich daher verstärken können. Auf die Hinterbeine wirken sie in entgegengesetzter Richtung, und deshalb stellte es sich auch erst bei den Hinterbeinen heraus, dass es sich tatsächlich um zwei verschiedene Reflexe handelt.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass man durch veränderte Kopfstellung den Tonus der vier Extremitäten in sehr verschiedenen Kombinationen beeinflussen kann. Von den Labyrinthen aus lassen sich die Glieder gemeinsam zu einer Steigerung oder Abnahme des Strecktonus zwingen. Durch Drehen und Wenden des Halses kann man die Beine der einen Körperseite zu vermehrtem, die der anderen Körperseite geichzeitig zu vermindertem Strecktonus bringen. Durch Dorsoventralbewegung in der Halsmitte werden die beiden Vorderbeine im entgegengesetzten Sinne beeinflusst wie die Hinterbeine. Labyrinth- und Halsreflexe können sich, wie weiter unten ausführlich gezeigt werden wird, bei den verschiedenen Lagen des Körpers im Raume mit verschiedenem Endergebnis superponieren. Man sieht also, dass durch veränderte Kopfstellung eine sehr vielfältige Wirkung auf den Tonus der verschiedenen Glieder und damit auf die Stellung und Haltung des ganzen Tieres ausgeübt werden kann.

Anhangsweise möge noch erwähnt werden, dass auch der Schwanz auf veränderte Kopfstellung reagiert. Gewöhnlich erfolgt dieses in der Weise, dass bei Zunahme des Hinterbeintonus der Schwanz gehoben, bei Abnahme desselben gesenkt wird.

IX. Übersicht der bei verschiedenen Körperlagen auf Veränderung der Kopfstellung eintretenden Reaktionen der Gliedmaassen.

Nunmehr sind alle Einzelreaktionen erörtert worden, welche in ihrer Kombination die verwickelten Erscheinungen entstehen lassen, von denen im Anfang dieser Arbeit die Rede war. Es ergibt sich also jetzt die Aufgabe, die Tonusänderungen der Beine auf Heben-Senken, Drehen und Wenden des Kopfes bei den verschiedenen Lagen des Körpers im Raume im einzelnen zu schildern und ihr Zustandekommen zu erklären.

Wenn man eine dezerebrierte Katze mit intakten Labyrinthen und mit freibeweglichem Hals in verschiedene Lagen bringt, so ist bei jeder Körperlage mindestens eine Bewegungsrichtung des Kopfes zu finden, bei welcher keine Labyrinthreflexe eintreten. Das ist

jedesmal diejenige Bewegung, bei welcher der Kopf in einer Horizontalebene gedreht wird, also z. B. das Kopfwenden bei Rückenlage oder das Heben-Senken bei Seitenlage. Andererseits gibt es eine Bewegungsform, bei welcher keine Halsreflexe auftreten (bzw. so schwach sind, dass sie sich der Wahrnehmung entziehen), das ist Heben-Senken im Atlanto-Occipitalgelenk bei fixiertem Atlas. Werden diese beiden Bedingungen kombiniert, d. h. führt man das Heben-Senken im Atlanto-Occipitalgelenk bei Seitenlage des Tieres aus, so erfolgen überhaupt keine Tonusänderungen der Beine. Alle anderen Bewegungen bewirken dagegen mehr oder weniger starke Abänderungen des Gliedertonus. Ändert bei diesen Bewegungen der Kopf seine Lage zur Horizontalebene und findet die Bewegung nicht gerade ausschliesslich in dorso-ventraler Richtung im obersten Halsgelenk statt, so kombinieren sich Hals- und Labyrinthreflexe in der mannigfaltigsten Weise, kompliziert noch dadurch, dass bei einigen Versuchstieren die Halsreflexe, bei anderen die Labyrinthreflexe überwiegen.

In der folgenden Übersicht sind sämtliche bisher gemachten Beobachtungen verwertet.

1. Rückenlage.

a) Heben-Senken.

Wird bei Rückenlage des Tieres der Kopf in der dorso-ventralen Richtung bewegt, so müssen vor allem Labyrinthreflexe auftreten. Dabei tritt der maximale Tonus ein, wenn der Kopf mit der Mundspalte etwa 45° über die Horizontale gehoben ist (+ 45°), in einer Minderzahl der Fälle bei anderen Stellungen zwischen 0° und + 45°. Wird der Kopf aus dieser Stellung entfernt, so tritt eine Tonusabnahme auf, welche bei der Ventralbeugung gewöhnlich bei + 90° deutlich wird, bei der Dorsalbeugung meist schon dann, wenn die Mundspalte unter die Horizontale gesenkt wird. In vielen Fällen sind diese Labyrinthreflexe die allein bestimmenden Einflüsse, in den anderen kann man sie isoliert zur Wirkung bringen, wenn man den Atlas fixiert und die Bewegung allein im obersten Halsgelenk ausführt. — Erfolgt aber die Bewegung ohne Behinderung der Exkursionen des Halses, so superponiert sich auf die Labyrinthreflexe der Einfluss der Dorsoventralbewegung in den mittleren Halsgelenken, der für die Vorderbeine gewöhnlich ein sehr geringer ist: bei Dorsalbeugung des Halses nimmt der Tonus der Vorderbeine zu, bei Ventralbeugung

ab. Bei starker Ventralbeugung müssen sich also die Labyrinth- und Halsreflexe gegenseitig verstärken, während bei der Dorsalbeugung die Halsreflexe den Effekt der Labyrinthe etwas abschwächen und eventuell dazu führen können, dass die Maximumstellung von + 45 ° mehr in der Richtung gegen 0 ° verschoben wird.

Unter 43 Fällen, von denen genaue Aufzeichnungen gemacht wurden, lag das Maximum des Tonus 40 mal in dem Quadranten

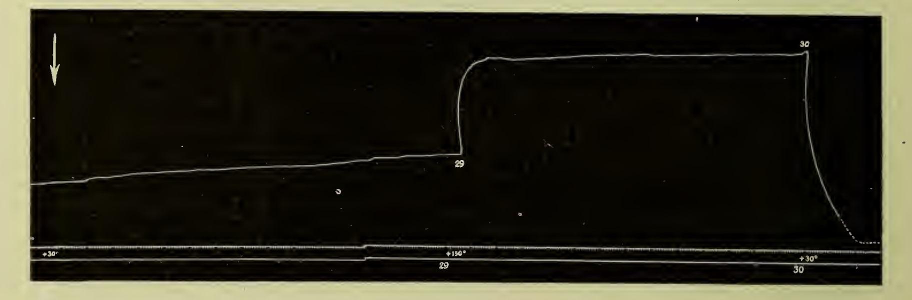


Fig. 6 (auf 1/5 verkleinert).

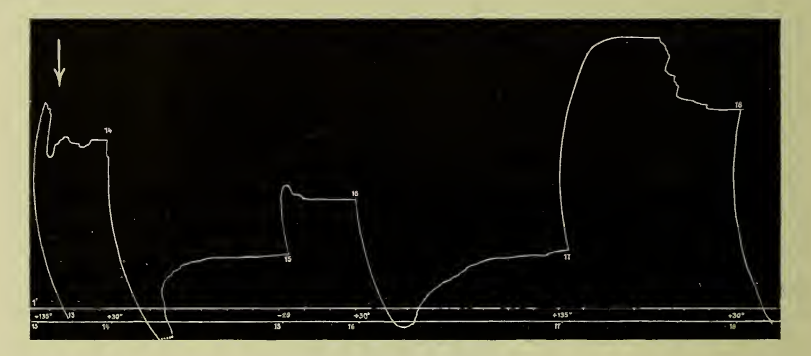


Fig. 7 (auf 1/5 verkleinert).

von 0 ° bis + 90 °, davon 21 mal genau bei + 45 °; er sank, wenn die Schnauze zwischen die Vorderbeine gebeugt wurde (+ 135 °), und ebenfalls, wenn sie in dorsaler Richtung bewegt und unter die Horizontale gesenkt wurde.

In drei Fällen, in welchen die Labyrinthreflexe sehr schwach entwickelt waren, wie sich jedesmal durch besondere Versuche, bei einem Tiere auch durch Eingipsen feststellen liess, gewannen die Halsreflexe die Oberhand, und das Maximum des Tonus wurde bei — 45 ° und — 90 ° gefunden.

Der geschilderte Effekt wird durch die Kurven, Fig. 3 und 5 (S. 483 u. 486) veranschaulicht. Weitere Beispiele geben Fig. 6 u. 7.

In allen diesen Fällen ist der Strecktonus am grössten, wenn die Ebene der Mundspalte etwas über die Horizontale gehoben ist; er sinkt, wenn die Schnauze unter die Horizontale gesenkt oder ventralwärts zwischen die Vorderbeine gebeugt wird. Auf Fig. 7 erkennt man deutlich, dass bei + 135° die Tonusabnahme stärker ist als bei — 20°.

Zu Fig. 6 gehörig.

Versuch 62. — Derselbe Versuch wie Fig. 3. Versuchsanordnung s. d. — Rückenlage, Streckung des rechten Ellbogens bewirkt Abwärtsbewegung des Hebels. Der Kopf befindet sich von Beginn der Kurve an nahezu in Maximumstellung (+ 30°), die Schnauze ist etwas über die Horizontale gehoben.

(*29.*) Nach 167 Sek. wird der Kopf ventralwärts gebeugt, bis die Schnauze zwischen den Vorderbeinen steht und kaudalwärts gerichtet ist (+ 150°). Es erfolgt Hemmung des Strecktonus. Das Bein erreicht seine neue Ruhelage direkt.

(*30.*) Nach 137 Sek. wird der Kopf in die ursprüngliche Stellung (+ 30°) zurückgebracht, worauf starke Streckung eintritt.

Zu Fig. 7 gehörig.

Versuch 65. — Derselbe Versuch wie Fig. 5. Versuchsanordnung s. d. — Rückenlage, Heben-Senken. — Streckung des rechten Ellbogens bewirkt Abwärtsbewegung des Hebels.

(*13.*) Kopf ventralwärts gebeugt, bis die Schnauze kaudalwärts sieht und sich zwischen den Vorderbeinen befindet (+ 135°). Strecktonus nimmt stark ab.

(*14.*) Kopf nahezu in Maximumstellung (+ 30°). Starker Strecktonus, nachdem zunächst eine vorübergehende exzessive Streckbewegung eingetreten war.

(*15.*) Nach 6½ Minuten wird die Mundspalte unter die Horizontale gesenkt (— 20°). Abnahme des Strecktonus, die aber geringer ist als bei der Ventralbeugung bei (13) und (17).

(*16.*) Nach 3 Minuten wird die Schnauze wieder gehoben, bis sie + 30° über der Horizontalen steht. Ähnliche Reaktion wie bei (14).

(*17.*) Nach 8 Minuten wird der Kopf wieder ventralwärts gebeugt (+ 135°). Nach vorübergehender exzessiver Erschlaffung stellt sich ungefähr der gleiche Tonus wie bei (13) her.

(*18.*) Zurückbewegen des Kopfes nach + 30° bewirkt wieder exzessive Streckung.

Die Kurve veranschaulicht besonders deutlich, wie bei Wiederholung der gleichen Kopfstellung immer die gleiche Reaktion des Gliedertonus erfolgt.

Auf Fig. 8 sieht man einige Bilder aus einer kinematographischen Aufnahme, welche zeigen, wie die geschilderten Tonusreaktionen in Wirklichkeit aussehen.

Zu Fig. 8 gehörig.

Aus einer kinematographischen Serienaufnahme.

Versuch 81. — Katze in Chloroformnarkose dezerebriert. 3½ Stunden später Durchschneidung des Rückenmarkes am 12. Brustwirbel. ½ Stunde später Kinoaufnahme.

Fig. 8 *a*: Rückenlage, Kopfstellung + 45°, Streckstellung der Vorderbeine. Darauf Ventralbeugung des Kopfes, bis dieser in der Stellung + 135° steht. 0,4 Sekunde danach beginnt die Erschlaffung der Vorderbeine. 5 Sekunden später ist Fig. 8 *b* aufgenommen: Beugestand der Vorderbeine. ½ Sekunde später beginnt die Ventralbeugung des Kopfes, durch welche dieser wieder in die Maximumstellung der Labyrinthreflexe (+ 45°) gebracht wird. 0,3 Sekunde später beginnen sich die Vorderbeine zu strecken. 7 Sekunden später ist Fig. 8 *c* aufgenommen: Maximale Streckung der Vorderbeine. 1 Sekunde später beginnt eine weitere Dorsalbeugung des Kopfes, durch welche dieser in die Stellung — 45° gebracht wird. 0,4 Sekunde danach beginnen die Vorderbeine zu erschlaffen. 2 Sekunden später ist Fig. 8 *d* aufgenommen, auf welcher die stärkste Beugung der Vorderbeine zu sehen ist.

Das mitphotographierte Metronom macht hier, wie in allen anderen Versuchen, 60 Schläge in der Minute.

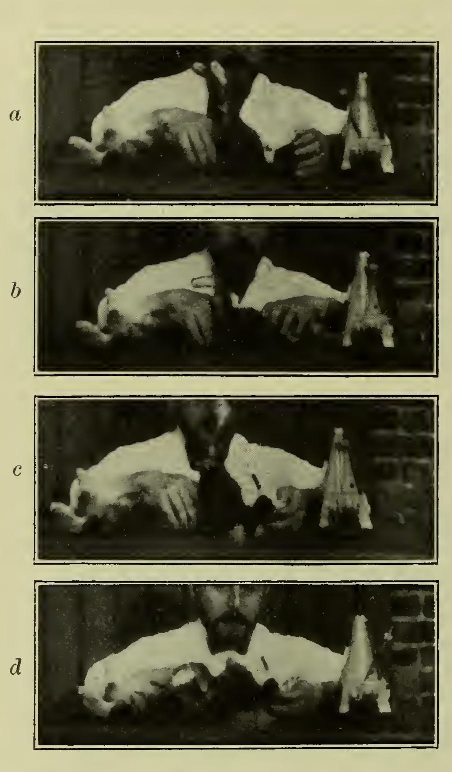


Fig. 8.

Die Wirkung der Labyrinthe auf die H i n t e r b e i n e ist dieselbe wie auf die Vorderbeine, nur meist weniger intensiv. Dorsoventralbewegung in der Halsmitte wirkt dagegen auf die Hinterbeine in vielen Fällen sehr deutlich, und zwar in umgekehrtem Sinne wie auf die Vorderbeine: Ventralbeugung bewirkt Zunahme, Dorsalbeugung Abnahme des Strecktonus. So kommt es, dass die Hinterbeine in vielen Versuchen anders reagieren als die Vorderbeine. Die Halsreflexe suchen die von den Labyrinthen bedingte Maximumstellung des Kopfes (+ 45°) in der Richtung nach + 90° zu verschieben (also in umgekehrter Richtung wie bei den Vorderbeinen). Bei fixiertem Atlas führt Heben-Senken im obersten Halsgelenk nur zum Auftreten der Labyrinthreflexe.

Wenn bei freibeweglichem Halse also die Mundspalte um + 45° über die Horizontale gehoben ist, haben die Hinterbeine starken Tonus. Wird jetzt der Kopf ventralwärts gebeugt, so bleibt ge-

wöhnlich dieser Tonus im Gegensatz zu den Vorderbeinen noch bei + 90° unverändert bestehen, um erst bei weiterem Beugen (+ 135°) etwas abzunehmen. Wird dagegen von der Maximumstellung aus der Kopf dorsalwärts gebeugt, so sinkt der Hinterbeintonus schon deutlich, wenn die Mundspalte horizontal steht und wird ganz minimal bei — 45° und — 90°. Die gleichzeitigen Tonusänderungen der Vorder- und Hinterbeine bei den verschiedenen Kopfstellungen veranschaulicht folgende Tabelle (Versuch 86):

Kopfstellung	Vorderbeine	Hinterbeine
+ 135°	Tonus minimal; aktive Beugung	Tonus etwas gesunken
+ 90°	Tonus minimal; aktive Beugung	Tonus stark
+ 45°	Tonus maximal	Tonus maximal
— 45°	Tonus noch stark	Tonus minimal; aktive Beugung
— 90°	Tonus gesunken	Tonus minimal; aktive Beugung

Man sieht, dass in diesem Falle bei der Kopfstellung + 90° (Schnauze vertikal nach oben) die Vorderbeine aktiv gebeugt, die Hinterbeine aktiv gestreckt waren, während bei — 45° (Mundspalte unter die Horizontale gesenkt) genau das umgekehrte Verhalten vorhanden war. Je stärker in den verschiedenen Versuchen die Halsreflexe ausgeprägt sind, um so mehr ist dieser Unterschied zwischen Vorder- und Hinterbeinen nachweisbar.

b) Wenden.

Bei Rückenlage des Tieres wird durch Wenden des Kopfes um die Achse: Scheitel-Schädelbasis die Neigung der Mundspalte zur Horizontalebene nicht verändert. Daher treten bei dieser Kopfbewegung keine Labyrinthreflexe auf. Es handelt sich nur um die Halswendereflexe, welche auf das rechte und linke Bein in entgegengesetztem Sinne wirken. Kopfwenden in Rückenlage kann also dazu dienen, die Halswendereflexe auch beim Tier mit intakten Labyrinthen in reiner Form zu untersuchen.

Da es sich hier nur um e i n e n Reflex handelt und nicht um die Superposition mehrerer verschieden intensiver Reflexe, wie im vorigen Abschnitt, so ist auch der Reflexerfolg vollkommen eindeutig bestimmt. Es tritt immer Tonuszunahme im Kieferbein (dem Bein, nach dem die Schnauze zugewendet wird) und Tonusabnahme im Schädelbein ein. Die Hinterbeine reagieren im selben Sinne wie die Vorderbeine, meist aber etwas schwächer.

Es wurde oben erwähnt, dass Kopfwenden häufig schwächer wirkt als Kopfdrehen. Daher kommt es, dass in Versuchen mit schwach ausgeprägten Halsreflexen in Rückenlage das Drehen, nicht aber das Wenden auf den Gliedertonus wirkt. Unter 22 Versuchen war sechsmal Kopfwenden in Rückenlage wirkungslos; in 16 Fällen war eine Wirkung deutlich, und zwar ausnahmslos in dem oben angegebenen Sinne. Fig. 9 gibt eine graphische Vorstellung von der Reaktion. Fig. 10 entstammt einer Kinoaufnahme. (Fig. 10 *a* u. *c*.)

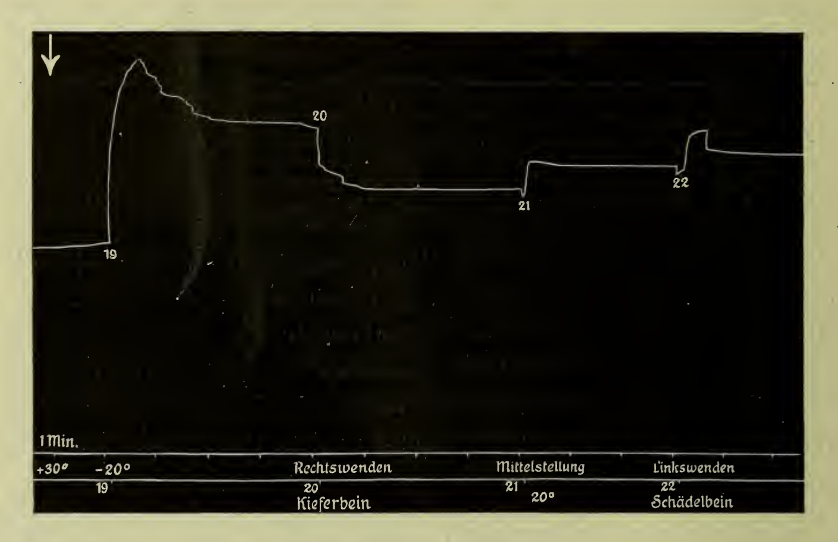


Fig. 9 (auf 2/5 verkleinert).

Zu Fig. 9 gehörig.

Versuch 65. — Derselbe Versuch wie Fig. 5 und 7. — Rückenlage, Kopfwenden. — Streckung des rechten Ellbogens bewirkt Abwärtsbewegung des Hebels.

Zu Beginn der Kurve steht der Kopf nahezu in Maximumstellung, Mundspalte + 30° über der Horizontalen.

(*19.*) Mundspalte unter die Horizontale gesenkt (— 20°). Starke Abnahme des Strecktonus. Bei dieser Stellung der Mundspalte werden nun die folgenden Wendebewegungen ausgeführt.

(*20.*) Rechtswenden. Das registrierende rechte Bein wird „Kieferbein“. Tonuszunahme.

(*21.*) Kopf wieder in die symmetrische Mittelstellung gebracht. Tonusabnahme.

(*22.*) Linkswenden. Das registrierende rechte Bein wird „Schädelbein“. Weitere Tonusabnahme.

c) Drehen.

Wird bei Rückenlage des Tieres der Kopf um die Achse: Schnauze-Hinterhauptsloch gedreht, so superponieren sich Labyrinth- und Halsreflexe.

Die Labyrinthreflexe sind dieselben, wie wenn man ein eingegipstes Tier aus der Rückenlage in die Seitenlage dreht. Es nimmt der vorher starke Strecktonus in beiden Vorderbeinen gleichmässig ab.

Die Halsdrehreflexe führen zu einer Tonusabnahme im Schädelbein, zur Tonuszunahme im Kieferbein.

Sind beide Gruppen von Reflexen gleichzeitig wirksam, so müssen sich ihre Effekte für das „Schädelbein" addieren, d. h. es muss in jedem Falle hier zur Tonusabnahme kommen.

Für das „Kieferbein" wirken der Einfluss der Labyrinthe (Tonusabnahme) und der der Halsdrehung (Tonuszunahme) einander entgegen. Sind beide gleich stark, so bleibt der Strecktonus unverändert, überwiegen die Labyrinthe, so sinkt er, überwiegen die Halsreflexe, so steigt er.

a



b



c



Fig. 10.

Zu Fig. 10 gehörig. Aus einer kinematographischen Serienaufnahme.

Versuch 82. — Katze in Chloroformnarkose dezerebriert. Rückenmark nicht durchschnitten. — 1½ Stunden später photographiert.

Fig. 10 *a*: Rückenlage, symmetrische Kopfstellung, Mundspalte ungefähr +30°. Vorderbeine gleichmässig gestreckt.

Fig 10 *b*: Kopf gedreht, so dass der Scheitel gegen den Beschauer gerichtet ist (Rechtsdrehung). Das vorne befindliche rechte Bein ist „Schädelbein" und wird daher gebeugt, das linke Bein ist stärker gestreckt.

Fig. 10 *c*: Kopf gewendet, so dass die Schnauze vom Beschauer weggewendet ist (Linkswendung). Das vorne befindliche rechte Bein ist „Schädelbein" und wird daher gebeugt, das linke Bein ist „Kieferbein" und wird gestreckt.

(Die weissen Pfoten sind, um sie besser gegenüber dem weissen Hintergrund sichtbar zu machen, mit schwarzen Kontourlinien retuschiert.)

Dementsprechend fielen die Ergebnisse von 26 Beobachtungen aus. In fünf Fällen überwogen die Halsreflexe, es kam beim Drehen des Kopfes zur Tonusabnahme im Schädelbein und zur Tonuszunahme im Kieferbein. In vier Fällen hielten sich beide Reflexe die Wage, der Tonus im Kieferbein blieb nach dem Drehen unverändert, der des Schädelbeines sank (vgl. Kinoaufnahme, Fig. 10). In zehn Fällen sank der Tonus in beiden Beinen, aber im Schädelbein stärker, und in sieben Fällen überwogen die Labyrinthreflexe so stark, dass beim Drehen eine gleichmässige Tonusabnahme beider Beine erfolgte.

Man sieht, dass je nach der Stärke, mit der beide Reflexgruppen wirksam sind, die beiden Beine gleichsinnig oder gegensinnig reagieren. Man kann also das Kopfdrehen in Rückenlage dazu benutzen, um bei einem Versuchstiere schnell zu entscheiden, ob bei ihm die Hals- oder die Labyrinthreflexe überwiegen. Bei gegensinnigem Erfolg sind die Halsreflexe, bei gleichsinnigem die Labyrinthreflexe die wirksameren.

Die Hinterbeine verhalten sich genau so wie die Vorderbeine, nur reagieren sie gewöhnlich schwächer. Beim Kopfdrehen in Rückenlage sinkt stets der Strecktonus im Schädelbein, der des Kieferbeines verhält sich genau so, wie das für die Vorderbeine geschildert wurde.

2. Fussstellung oder Bauchlage.

a) Heben-Senken.

Nomenklatur: Es möge hier nochmals daran erinnert werden, dass nach der oben S. 462 eingeführten Bezeichnungsweise der Kopf bei 180° steht, wenn das Tier sich in Fussstellung befindet und die Schnauze bei horizontaler Mundspalte nach vorne richtet. Wird die Schnauze gehoben, so gelangt der Kopf in die Stellungen + 135° und + 90°, in letzterem Falle steht die Schnauze senkrecht nach oben. Wird diese Bewegung noch weiter fortgesetzt, bis der Schädel auf dem Rücken aufliegt, so ist die Kopfstellung + 45°. Wird die Schnauze aus der Ausgangsstellung (180°) gesenkt, so gelangt der Kopf in die Stellungen — 135° und — 90°, in letzterem Falle steht die Schnauze senkrecht nach unten.

Zunächst soll das Verhalten der Vorderbeine besprochen werden. Bei den meisten Versuchen war, wie erwähnt, das Rückenmark im unteren Brustteil durchschnitten. Infolgedessen „steht“ die Katze nur auf den Vorderbeinen, die Hinterbeine haben keinen genügenden Strecktonus, und es muss daher die hintere Körperhälfte gestützt werden. Am besten geschieht das dadurch, dass man die Lendenwirbelsäule mit zwei Fingern umfasst. Den Vorderkörper lässt man

aber auf den Vorderbeinen lasten. Dann werden die Tonusänderungen durch Aufrichten oder Zusammensinken des Vordertieres direkt sichtbar.

Beim Heben und Senken in Fussstellung hat man es vor allem mit Labyrinthreflexen auf die Vorderbeine zu tun, welche durch die symmetrischen Reflexe vom Halse nur wenig modifiziert werden. Bei der Kopfstellung — 135° ist der Labyrinthtonus minimal (in einer Minderzahl der Fälle ist die Minusstellung zwischen — 135° und 180°). Wird der Kopf weiter gesenkt, so ändert sich der Tonus von den Labyrinthen aus nur wenig, wird er gehoben, so steigt er, und zwar wird die Tonuszunahme meist schon deutlich, wenn die Mundspalte die Horizontale passiert. Das Maximum des Labyrinthtonus ist erreicht, wenn der Kopf ganz stark dorsalwärts flektiert ist (+ 45°).

Diese Labyrinthreaktionen werden bei Fussstellung durch die Halsreflexe verstärkt. Beugung des Halses in ventraler Richtung führt zur Tonusabnahme, Beugung in dorsaler Richtung zur Tonuszunahme der Vorderbeine. Auch der Vertebra-prominens-Reflex kann in demselben Sinne wirksam sein; geschieht die Senkung des Kopfes so stark, dass sich die Gegend des untersten Halswirbels daran beteiligt, so muss auch dieses zur Tonusabnahme führen.

Will man die Labyrinthreflexe allein (bzw. fast allein) zur Anschauung bringen, so fixiert man mit zwei Fingern den Atlas und führt die Bewegungen allein im obersten Handgelenk aus.

Aus dem Angeführten ergibt sich, dass bei Senken des Kopfes der Tonus der Vorderbeine abnimmt, bei Heben dagegen steigt. In guten Versuchen richtet sich das Tier beim Kopfheben steif auf den Vorderbeinen in die Höhe, um bei genktem Kopfe zusammenzusinken. Dieses letztere erfolgt entweder so, dass die Vorderbeine allen Tonus verlieren und der Vorderkörper daher einfach auf den Tisch sinkt, oder die Extremitäten vermögen noch bei starker Beugestellung der Ellbogen das Gewicht des Rumpfes zu tragen. Fig. 11 gibt eine gute Vorstellung von einem solchen Versuche.

Unter 39 Versuchen trat die Zunahme des Strecktonus 38 mal auf, wenn die Mundspalte über die Horizontale gehoben wurde. In drei von diesen Fällen wurde das Maximum bereits bei + 135° erreicht, in drei weiteren Fällen bei Stellungen zwischen + 135° und + 90°. In der grössten Mehrzahl der Versuche stieg der Tonus mit zunehmender Kopfhebung gleichmässig an, um bei + 90° seinen

höchsten Stand zu gewinnen. In acht Versuchen, in denen besonders darauf geachtet wurde, liess sich feststellen, dass bei grösstmöglicher Dorsalflexion (+ 45°) die Vorderbeine am steifsten wurden.

a



b



Fig. 11.

Zu Fig. 11 gehörig.

Aus einer kinematographischen Serienaufnahme.

Versuch 81. — Derselbe Versuch wie Fig. 8.

Fig. 11 *a*: Fussstellung, das Gewicht des Vorderkörpers ruht auf den Vorderbeinen, der Kopf wird mit der Hand nur ganz leicht gestützt, die andere Hand des Experimentators hält den Hinterkörper an der Lendenwirbelsäule. — Kopfstellung — 135°, Strecktonus der Vorderbeine gering, Vorderkörper nahe dem Boden.

Darauf wird der Kopf dorsalwärts gebeugt, bis er in die Stellung + 105° kommt. Dauer der Kopfbewegung 1,3 Sek. — 1 Sek. später beginnen sich die Vorderbeine kräftig zu strecken und erreichen binnen 2,5 Sek. den maximalen Streckstand. 1 Sek. später ist

Fig. 11 *b* aufgenommen: Der Vorderkörper ist hoch erhoben, die Vorderbeine sind gestreckt, der Kopf wird nur mit dem Zeigefinger in seiner Lage fixiert, so dass seine ganze Last mit von den Vorderbeinen getragen wird.

Das entsprechende Tonusminimum trat in diesen Versuchen zwischen 180 und — 90° ein.

Von besonderem Interesse sind zwei Versuche, in denen der Hals ziemlich schlaff war, so dass ein ganz exzessives Kopfsenken ausgeführt werden konnte. Dabei gelangte der Kopf zwischen die Vorderpfoten, der Schädel stand schliesslich unten und der Unterkiefer oben, die Mundspalte horizontal (0°). Es war also hier durch Ventralbeugen wieder nahezu das Maximum der Labyrinthreflexe erreicht worden, und in Übereinstimmung damit erfolgte dann auch wirklich maximaler Strecktonus.

Ausnahme: In einem Versuche wurde ein Verhalten beobachtet, welches den hier gegebenen Regeln widerspricht. Hier trat das Maximum bei — 135°, das Minimum bei + 45° auf, also gerade umgekehrt wie bei allen übrigen Versuchen. Auch verschiedene andere Reaktionen waren bei diesem Tiere abnorm (s. u.). Es handelt sich um einen der frühesten Versuche (April 1909) zu einer Zeit, als die Entstehung dieser Tonusreaktionen noch nicht aufgeklärt war. Es

konnte daher damals die Ursache dieser Abweichung noch nicht festgestellt werden. So kann nachträglich nicht mehr entschieden werden, ob es sich um einen pathologischen Fall, um eine abnorme Lage der Labyrinthe od. dgl. handelt. Später kamen solche Abweichungen nicht mehr zur Beobachtung. Dieser Versuch kann daher hier nur als seltene unerklärte Ausnahme angeführt werden.

Dezerebrierte Katzen mit undurchschnittenem Rückenmark zeigen in Fussstellung auf Heben und Senken des Kopfes auch Tonusveränderungen der Hinterbeine. Diese stellen eine interessante Kombination von Labyrinth- und Halsreflexen dar. Die Labyrinthreflexe sind für Vorder- und Hinterbeine identisch, nur gewöhnlich reagieren die Hinterbeine etwas schwächer als die Vorderbeine. Handelt es sich also um ein Tier mit überwiegenden Labyrinth- und schwachen Halsreflexen, so richtet sich auf Kopfheben das Tier sehr stark auf den Vorder- und etwas weniger auf den Hinterbeinen auf, nach Kopfsenken erfolgt ein hochgradiges Zusammensinken vorne und ein etwas geringeres hinten. Bei Tieren mit lebhaften Halsreflexen kann man dieses Resultat durch Fixieren des Atlas und alleinige Bewegung im obersten Halsgelenk jederzeit demonstrieren.

Heben und Senken des Kopfes in den mittleren Halsgelenken ruft aber Halsreflexe hervor, welche diese Labyrinthreaktionen nicht wie bei den Vorderbeinen verstärken, sondern ihnen direkt entgegenwirken. Senken führt dabei zur Tonuszunahme, Heben zur Tonusabnahme in den Hinterbeinen. Halten sich Labyrinth- und Halsreflexe gerade die Wage, so tritt auf Heben und Senken des Kopfes eine starke Reaktion der Vorderbeine, aber gar keine Änderung an den Hinterbeinen ein. Überwiegen dagegen die Halsreflexe, so ändert sich der Tonus vorne und hinten in entgegengesetzter Richtung. Auf Senken des Kopfes sinkt das Tier mit den Vorderpfoten zusammen, der Hinterkörper richtet sich aber in die Höhe, ebenso der Schwanz, der Rücken fällt von hinten nach vorne steil ab. Wird der Kopf dagegen gehoben, so steigt der Vorderkörper auf den gestreckten Vorderbeinen in die Höhe, die Hinterbeine sinken aber zusammen, der Schwanz wird gesenkt, der Rücken fällt von vorne nach hinten steil ab, das Tier „setzt sich“.

Bei geeigneten Versuchstieren kann man daher, je nachdem man die Bewegung des Kopfes mehr in den oberen oder den mittleren Halsgelenken vornimmt, das Aufrichten des Vorderkörpers mit Heben oder Senken des Hinterteiles einhergehen lassen.

In beiden Fällen aber ist deutlich, dass, wenn der Kopf des Tieres gehoben oder gesenkt wird, der Körper die zugehörige „Stellung“ durch Vermittlung der hier geschilderten Reflexe einnimmt. Wenn eine normale Katze die Schnauze gegen den Fussboden senkt, um aus einer Schüssel Milch zu trinken, oder wenn sie den Kopf hebt, wenn ihr ein Stück Fleisch in der Luft vorgehalten wird, so nimmt der Körper die durch den Kopf eingeleitete Stellung an, genau in derselben Weise, wie es hier vom dezerebrierten Tier beschrieben wurde.

Vertebra-prominens-Reflex. Bei Fussstellung kann man mit Hilfe dieses Reflexes in vielen Versuchen noch eine charakteristische Stellungsänderung des Tieres hervorrufen. Wenn man Kopf und Hals fest in die Hand nimmt und nun, ohne die Stellung des Kopfes zum Horizont zu ändern, und ohne die Halswirbelsäule in der Mitte zu beugen, beide ventralwärts verschiebt, so tritt dieselbe Wirkung ein, wie wenn man an der Grenze von Hals- und Brustwirbelsäule auf die Dornfortsätze drückt: es wird der Tonus der Vorderbeine deutlich, der der Hinterbeine nur wenig herabgesetzt. Infolgedessen nimmt jetzt das Tier eine Stellung ein, als ob es unter einen Schrank kriechen wollte. Der Kopf liegt mit horizontaler Mundspalte auf dem Boden, der Hals liegt auch auf der Unterlage, die Vorderbeine sind tonuslos, so dass der Brustkorb ebenfalls aufliegt, und nur der Hinterkörper wird noch etwas in die Höhe gehalten. Auch in diesem Falle führt der Kopf, und der Körper folgt.

b) Wenden.

Wenn bei Fusstellung des Tieres der Kopf mit horizontaler Mundspalte geradeaus gerichtet ist (180°), so wird durch Wenden die Lage des Kopfes gegen die Horizontalebene nicht geändert. Deshalb führt diese Bewegung nicht zu Labyrinthreflexen. Es treten also die Halsreflexe allein in Tätigkeit mit dem Ergebnis, dass die beiden Kieferbeine vermehrten, die beiden Schädelbeine verminderten Strecktonus bekommen. Die Vorderbeine reagieren auch in diesem Falle stärker wie die Hinterbeine. In 14 Fällen trat diese Reaktion ausnahmslos ein. Wenn bei Rechtswendung des Kopfes das linke Vorderbein sehr stark an Tonus einbüsst, so kann es vorkommen, dass das Tier nach der linken Seite umfällt. Meist ist der Tonusverlust aber nicht so gross und das Resultat deshalb ein anderes. Das tonisch gestreckte rechte Vorderbein, welches bei rechtsgewendeten

Kopfe dessen Last hauptsächlich zu tragen hat, schiebt den Thorax nach links hinüber, was durch den verminderten Widerstand des linken Beines ermöglicht wird; infolgedessen wird die Brustwirbelsäule nach links ausgebogen, und das durch die Kopfwendung gestörte Körpergleichgewicht wird auf diese Weise wiederhergestellt.

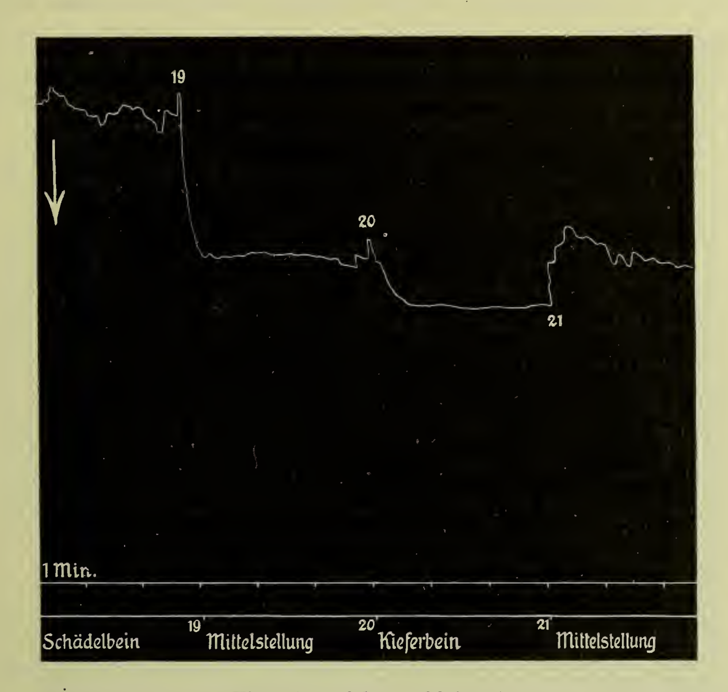


Fig. 12 (auf 1/2 verkleinert).

Zu Fig. 12 gehörig.

Versuch 67. — Katze in Chloroformnarkose dezerebriert, 35 Min. später Durchschneidung des Rückenmarkes am 12. Brustwirbel. — Das Tier reitet in Bauchlage auf einem Kaninchenbrett mit /\\-förmigem Querschnitt, so dass die vier Beine herunterhängen. Der rechte Oberarm ist fixiert, die rechte Vorderpfote ist mit 100 g belastet, welche den Ellbogen zu beugen streben. Hebelvergrösserung dreifach. Zeit in Minuten, Streckung bewirkt Senkung des Hebels. — Mundspalte horizontal (180°).

Zu Beginn der Kurve ist der Kopf nach links gewendet, das rechte Bein ist Schädelbein und hat geringen Strecktonus.

(*19.*) Kopf in Mittelstellung zurückgedreht, Zunahme des Tonus.

(*20.*) Rechtswendung des Kopfes. Weitere Tonuszunahme im rechten Bein (Kieferbein).

(*21.*) Zurückdrehen in Mittelstellung, Tonus sinkt wieder auf das Niveau, das er bei (19) erreicht hatte.

Anfangs wurde die Möglichkeit erwogen, dass die geschilderte Reaktion auf Kopfwenden dem Tiere noch in anderer Weise von Vorteil sein könne. Wenn ein normales Tier auf irgendeinen Reiz den Kopf z. B. nach rechts wendet, so wird sich daran häufig ein Laufen oder Springen nach rechts anschliessen. Es erschien daher möglich, dass die Streckung des rechten Vorderbeines vielleicht den ersten Schritt einleiten könnte. Diese Deutung wird aber unmöglich gemacht durch die Feststellung, dass, wenn es überhaupt auf Kopfdrehen oder -wenden zu Laufbewegungen kommt, ausnahmslos das vordere Schädelbein „antritt“. Wird also der Kopf nach rechts gewendet, so hat das tonisch gestreckte rechte Bein die Funktion, die Körperlast und vor allem das Gewicht des rechtsgewendeten Kopfes zu tragen, und das linke Bein macht den ersten Schritt.

Fig. 12 veranschaulicht den Einfluss des Kopfwendens in Fussstellung auf den Vorderbeintonus.

Wenn bei Fussstellung des Tieres die Schnauze nach oben gerichtet ist (Kopf + 90°, Mundspalte senkrecht), so führt Kopfwenden ausser zu Hals- auch noch zu Labyrinthreflexen. Letztere vermindern den Tonus der rechten und linken Beine[1]). Für das Schädelbein müssen sich also diese zwei Einflüsse verstärken, für das Kieferbein sich entgegenwirken. Bei schwachen Hals- und starken Labyrinthreflexen kann es dann vorkommen, dass in Mittelstellung der Tonus beiderseits maximal ist, um bei Kopfwendung auf beiden Seiten zu sinken.

c) Drehen.

Wenn bei Fussstellung des Tieres die Schnauze vertikal nach oben gerichtet ist (Kopf + 90°), so wird durch Kopfdrehen die Neigung der Mundspalte gegen die Horizontale nicht geändert. Während also bei dieser Kopfstellung Wenden zu Labyrinth- und Halsreflexen führte, hat Drehen nur Halsreflexe zur Folge. Die Reaktion ist gewöhnlich eine sehr starke. Die beiden Kieferbeine werden, wenn sie nicht schon vorher maximalen Tonus haben, stark gestreckt, die beiden Schädelbeine verlieren ihren Tonus, werden eventuell sogar aktiv gebeugt, und es kann dazu kommen, dass, wie auch Sherrington gesehen hat, das Tier nach der Schädelseite umfällt. Bei weniger starker Reaktion neigt sich der ganze Körper mehr oder weniger stark nach der Schädelseite hinüber. In 20 Fällen trat diese Reaktion ausnahmslos ein (Fig. 13).

---

1) Es tritt dasselbe ein, wie wenn ein eingegipstes Tier aus „Hängelage, Kopf oben“ um eine dorsoventrale Achse nach der Seitenlage gedreht wird. (Vgl. S. 474.)

Zu Fig. 13 gehörig.

Versuch 67. — Derselbe Versuch wie Fig. 12. — Versuchsanordnung s. d. — Bauchlage. Streckung des rechten Ellbogens bewirkt Senkung des Hebels. — Zeit in Minuten. — Der Kopf ist gehoben, so dass die Schnauze senkrecht nach oben steht (+ 90°).

Zu Beginn der Kurve ist der Kopf nach rechts gedreht, so dass das rechte Bein „Kieferbein" ist. Diese hat daher starken Strecktonus.

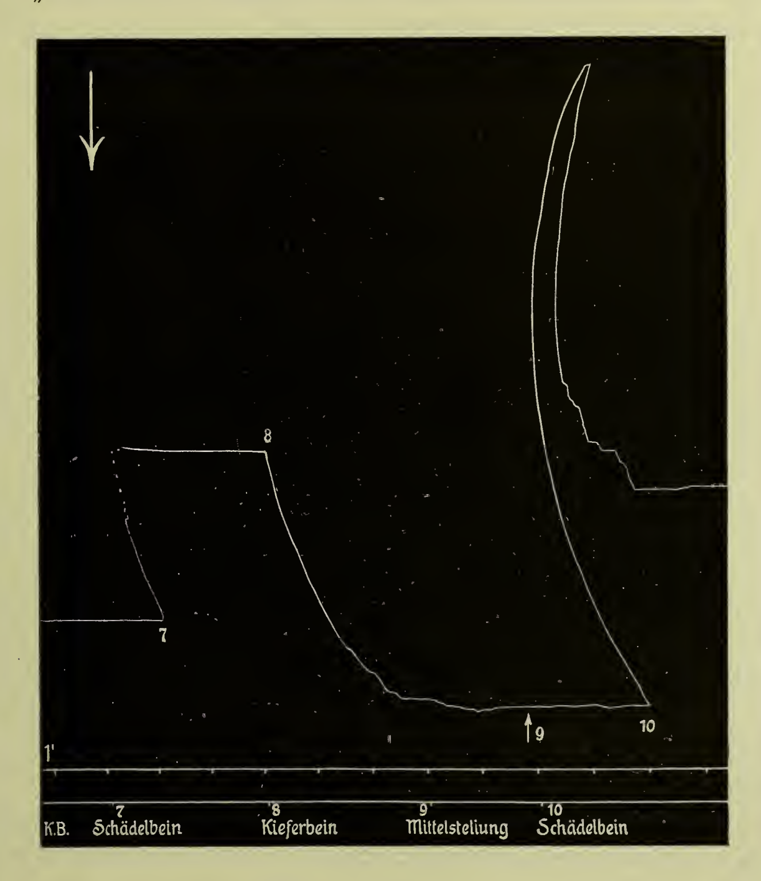


Fig. 13.

(*7.*) Linksdrehung. Tonusabnahme des rechten (Schädel-)Beines.

(*8.*) Rechtsdrehung. Tonuszunahme des rechten (Kiefer-)Beines.

(*9.*) Auf Drehen in Mittelstellung bleibt der Tonus hoch.

(*10.*) Linksdrehen. Starke Tonuszunahme des rechten (Schädel-)Beines. Der Tonus stellt sich danach wieder auf fast genau das gleiche Niveau ein wie nach (7).

Ist der Kopf zu Beginn des Versuches nicht gehoben, sondern einfach nach vorn gerichtet (180°), so werden durch Kopfdrehen ausserdem noch Labyrinthreflexe ausgelöst. In der Ausgangsstellung

ist der Kopf fast in der Minimumstellung des Labyrinthtonus (180°), auf Drehen desselben nach rechts oder links muss also der Strecktonus in beiden Beinen von den Labyrinthen aus zunehmen (s. S. 474). Für das Kieferbein addieren sich die Effekte, für das Schädelbein wirken sie sich entgegen. Drehen in Fusstellung bei vorwärts gerichtetem Kopfe führt also stets zu Tonuszunahme im Kieferbein, während das Schädelbein manchmal geringere Tonuszunahme, manchmal Tonusabnahme zeigt. Im letzteren Falle kann das Tier dann nach der Schädelseite umfallen, und der Rumpf folgt dann der durch den Kopf begonnenen Drehung.

3. Seitenlage.

a) Heben-Senken.

Bei Heben und Senken, d. h. Dorsoventralbeugen des Kopfes in Seitenlage wird die Neigung der Mundspalte gegen die Horizontalebene nicht geändert. Es treten demnach keine Labyrinthreflexe auf. Diese Bewegung kann also dazu benutzt werden, um bei Tieren mit intakten Labyrinthen sich die symmetrischen Halsreflexe isoliert zur Anschauung zu bringen.

Wie schon auf S. 470 beschrieben wurde, sind die symmetrischen Halsreflexe an den Vorderbeinen nicht sehr ausgesprochen. Daher kommt es, dass in 26 von 35 Fällen Heben-Senken des Kopfes in Seitenlage ohne jeden nachweisbaren Einfluss auf die Vorderbeine blieb. In den neun übrigen Fällen trat der typische, wenn auch nicht sehr hochgradige Erfolg ein, dass auf Heben (Dorsalbeugen) des Kopfes der Vorderbeintonus stieg, auf Senken (Ventralbeugen) abnahm. In zwei von diesen Fällen handelte es sich um Tiere mit doppelter Labyrinthausschaltung.

Die Hinterbeine führen dabei die entgegengesetzte Bewegung aus, sie werden bei Kopfsenken gestreckt, bei Kopfheben verlieren sie den Strecktonus.

Heben und Senken des Kopfes in Seitenlage bei fixiertem Atlas ist wirkungslos auf den Gliedertonus (nur in einem Falle war eine ganz schwache Reaktion sichtbar; s. S. 470).

Der Vertebra-prominens-Reflex lässt sich in Seitenlage sehr gut auslösen. Druck auf die Dornfortsätze im untersten Hals- und obersten Brustteil führt zu Tonusabnahme der Vorderbeine (auch nach doppelter Labyrinthausschaltung); auf die Hinterbeine ist die Wirkung eine viel geringere.

b) Drehen.

Es wurde schon im Anfang dieser Arbeit (S. 460) darauf hingewiesen, dass Kopfdrehen in Seitenlage sehr verschiedene, gleich- und gegensinnige Wirkungen auf die beiderseitigen Extremitäten ausüben kann. Die Erklärung liegt darin, dass sich Labyrinth- und Halsreflexe in verschiedener Weise kombinieren. Da Vorder- und Hinterbeine in diesem Falle sich ganz gleich verhalten, so können sie zusammen besprochen werden.

Labyrinthreflexe: Liegt das Tier auf der Seite, so muss Kopfdrehen um die Schnauze-Hinterhauptachse genau die gleichen Labyrinthreflexe auslösen, wie wenn man ein eingegipstes Tier aus der Seitenlage in die Rücken- oder Bauchlage dreht. Wird also der Kopf so gedreht, dass der Scheitel unten und der Unterkiefer oben steht, so nimmt der Tonus beiderseits zu, steht der Scheitel oben und der Unterkiefer unten, so sinkt er beiderseits. Tiere mit starken Labyrinth- und schwachen Halsreflexen zeigen diese Reaktion in sehr deutlicher Weise. Bei linker Seitenlage führt Linksdrehen (Scheitel unten) zu vermehrtem, Rechtsdrehen (Scheitel oben) zu vermindertem Tonus aller vier Extremitäten. Bei rechter Seitenlage führt Linksdrehen (Scheitel oben) zu vermindertem Tonus, Rechtsdrehen (Scheitel unten) zu vermehrtem Tonus. Bei Tieren mit überwiegenden Labyrinthreflexen hat also eine bestimmte Kopfdrehung (nach rechts oder links) bei rechter und linker Seitenlage den genau entgegengesetzten Einfluss auf den Gliedertonus. Die beiderseitigen Extremitäten reagieren dabei gleichsinnig.

Halsdrehreflexe führen immer zu Tonuszunahme im Kiefer- und Tonusabnahme im Schädelbein. Wird also bei Tieren mit überwiegenden Halsreflexen der Kopf so gedreht, dass der Scheitel unten, der Unterkiefer oben steht, so wird stets das obere Bein gestreckt, das untere verliert seinen Tonus. Steht aber der Scheitel oben und der Unterkiefer unten, so wird das untere Bein gestreckt, und das obere verliert seinen Tonus. Bei rechter und bei linker Seitenlage hat eine bestimmte Kopfdrehung denselben Einfluss auf den Gliedertonus. Die beiderseitigen Extremitäten reagieren dabei gegensinnig.

Tiere mit gut ausgebildeten Labyrinth- und Halsreflexen zeigen eine Superposition dieser beiden Reaktionen. Wie nachstehende Tabelle zeigt, müssen sich die Einflüsse für das obere Bein verstärken, die für das untere Bein entgegenwirken. Daher reagiert

bei solchen Tieren auf Kopfdrehen in Seitenlage nur das obere Bein stark, während das untere keine oder geringgradige Änderungen zeigt.

Seitenlage.

I. Kopfstellung: Scheitel unten, Unterkiefer oben.

	Oberes Bein	Unteres Bein
Einfluss der Labyrinthreflexe	+	+
„ „ Halsdrehreflexe	+	—
Resultat	gestreckt	unverändert

II. Kopfstellung: Scheitel oben, Unterkiefer unten.

	Oberes Bein	Unteres Bein
Einfluss der Labyrinthreflexe	—	—
„ „ Halsdrehreflexe	—	+
Resultat	schlaff oder gebeugt	unverändert

Es ist also das Kopfdrehen in Seitenlage ein vorzügliches Mittel, um sich bei einem Versuchstier darüber zu orientieren, ob bei ihm die Hals- oder die Labyrinthreflexe überwiegen. Reagieren beide Beine gleichsinnig, so sind die Labyrinthreflexe, reagieren sie gegensinnig, so sind die Halsreflexe in der Übermacht. Reagiert nur das obere Bein, so halten sie sich gerade die Wage.

Unter 60 Versuchen erfolgte 28 mal gleichsinnige Reaktion (Tonuszunahme der Beine bei Scheitel unten, Tonusabnahme bei Kiefer unten). Siebenmal erfolgte gegensinnige Reaktion (Kieferbein Zunahme, Schädelbein Abnahme des Strecktonus). In 25 Fällen wurde bei Scheitel unten das obere Bein gestreckt, bei Kiefer unten das obere Bein gebeugt oder schlaff, während das untere Bein gar nicht oder nur wenig reagierte.

Bei Tieren mit guten Labyrinth- und Halsreflexen kann man nach Willkür bei gedrehtem Kopfe den Einfluss der Labyrinthe steigern oder abnehmen lassen, indem man die Schnauze über die Horizontale hebt oder unter dieselbe senkt. Hat man z. B. den Kopf so gedreht, dass der Scheitel unten und der Unterkiefer oben ist, so befindet sich der Kopf in der Stellung 0° (Fig. 1). Wird jetzt der Kopf in seiner gedrehten Lage gelassen, aber die Schnauze gehoben, so dass die Stellung + 45° erreicht wird, so steigt der Labyrinthtonus, und beide Beine werden mehr gestreckt. Wird dagegen die Schnauze gesenkt (— 45°), so sinkt der Strecktonus. Ebenso kann man, wenn der Kopf mit dem Unterkiefer nach unten gedreht ist, durch Heben der Schnauze (+ 135°) den Tonus zu- und

durch Senken (— 135°) abnehmen lassen. Je mehr man nun bei diesen Versuchen den Labyrinthtonus steigen lässt, um so mehr werden die Reaktionen der Beine gleichsinnig, je mehr man ihn sinken lässt, um so mehr werden sie gegensinnig.

Drehen des Kopfes mit dem Scheitel nach unten führt bei Tieren mit intaktem Rückenmarke häufig zu Dorsalbewegung des Schwanzes.

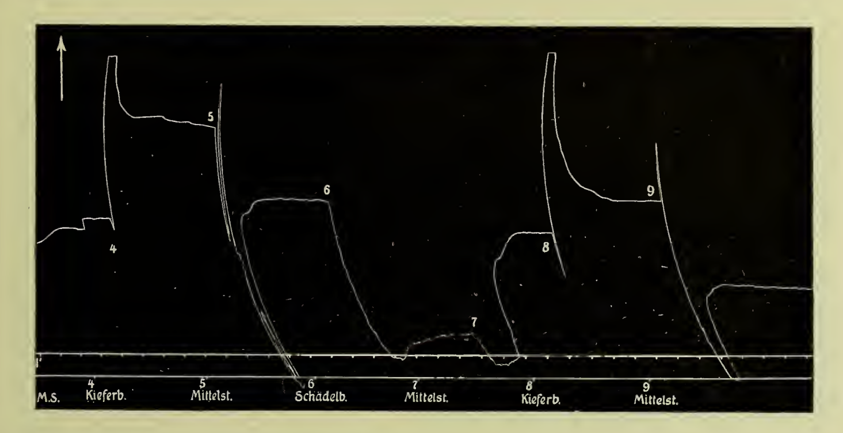


Fig. 14 (auf 1/3 verkleinert).

Zu Fig. 14. gehörig.

Versuch 68. — Derselbe Versuch wie Fig. 4. — Versuchsanordnung s. d. — Rechte Seitenlage. Kopfdrehen. Streckung des linken (oberen) Ellbogens macht Aufwärtsbewegung des Hebels. Zeit in Minuten.

Zu Beginn der Kurve befindet sich der Kopf in Mittelstellung.

(*4.*) Rechtsdrehen, Scheitel unten. Tonuszunahme des oberen Beines.

(*5.*) Mittelstellung. Das obere Bein nimmt nach einigen Beuge- und Streckbewegungen den ursprünglichen Stand wieder an.

(*6.*) Linksdrehen, Scheitel oben. Oberes Bein wird schlaff.

(*7.*) Mittelstellung. Nach vorübergehender Erschlaffung steigt der Tonus auf mittlere Höhe.

(*8.*) Rechtsdrehen, Scheitel unten. Tonuszunahme des oberen Beines.

(*9.*) Mittelstellung. Kurze Streckung, starke Erschlaffung; darauf stellt sich der Tonus wieder auf mittlere Höhe ein. Das Tonusniveau liegt aber niedriger als zu Beginn des Versuches (Wirkung der Belastung mit 100 g).

Wie erwähnt, reagieren die Hinterbeine in genau der gleichen Weise wie die Vorderbeine auf Kopfdrehen in Seitenlage. Von dieser Regel wurde in einem Versuche eine sehr interessante Ausnahme beobachtet. Als der Kopf mit dem Scheitel nach unten gedreht wurde, erfolgte Streckung der Vorderbeine, wobei das obere Bein stärker gestreckt wurde. Daran schlossen sich unmittelbar Laufbewegungen an, bei denen nach der oben (S. 487) gegebenen Regel das

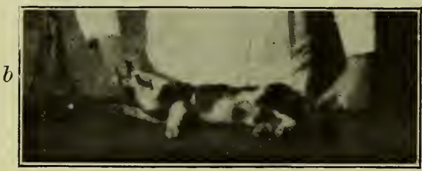
untere, weniger gestreckte (Schädel-)Bein den ersten Schritt machte und dabei gebeugt wurde. Von den Hinterbeinen hätte nun auch das obere stärker gestreckt werden müssen. Das wurde aber durch den Laufreflex verhindert. Denn gleichzeitig mit dem unteren Vorderbein machte das obere Hinterbein den ersten Schritt und wurde dabei (besonders in der Hüfte) gebeugt. Hier wurde also der Stellungsreflex durch den Bewegungsreflex überwunden.

Fig. 14 gibt eine graphische Registrierung, Fig. 15 einige kinematographische Aufnahmen von Kopfdrehen in Seitenlage wieder.

a



b



c



Fig 15.

Zu Fig. 15 gehörig. Aus einer kinematographischen Serienaufnahme.

Versuch 82. — Derselbe Versuch wie Fig. 10.

Fig. 15 *a*: Rechte Seitenlage. Symmetrische Kopfstellung. Beide Vorderbeine haben mittleren Strecktonus.

Fig. 15 *b*: Kopf gedreht, so dass der Scheitel unten und der Kiefer sich oben befindet. Das untere (rechte) Bein ist stark gebeugt, das obere (linke) Bein stark gestreckt.

Fig. 15 *c*: Kopf in umgekehrter Richtung gedreht, so dass sich der Scheitel oben und der Unterkiefer unten befindet. Das untere (rechte) Bein ist nicht mehr gebeugt, wie auf Fig. 15 *b*, sondern ist gestreckt worden. Das obere (linke) Bein ist gebeugt, wie besonders durch Vergleich mit Fig. 15 *b* zu erkennen ist.

c) Wenden.

Kopfwenden in Seitenlage wirkt ebenso wie Drehen, nur schwächer. Auch hier addieren sich die Effekte von Labyrinth- und Halswendereflexen. Von den Labyrinthen aus steigt der Tonus in allen vier Gliedern, wenn der Kopf mit der Schnauze nach oben gewendet wird; er sinkt, wenn die Schnauze nach unten sieht (gleichsinnige Reaktion). — Die Halsreflexe führen immer zu vermehrtem Strecktonus im Kieferbein und zu vermindertem im Schädelbein (gegensinnige Reaktion). Wirken beide Reflexe zusammen, so ergibt sich das gleiche, wie auf S. 508 für das Kopfdrehen tabellarisch dargestellt wurde. Es reagieren immer nur die oben befindlichen Beine stark mit Tonusvermehrung oder -verminderung, die unteren Beine ändern ihren Tonus nur wenig.

Unter 19 Fällen erfolgte fünfmal gleichsinnige, dreimal gegensinnige Reaktion der Beine, in elf Fällen reagierte nur das obere Bein.

Fig. 4 (S. 485), entstammt einem graphischen Versuch, in welchem die Tonusänderungen des oberen Beines beim Kopfwenden aufgezeichnet wurden.

4. Hängelage: Kopf unten.

a) Heben-Senken.

Wenn das Tier mit senkrechter Wirbelsäule mit dem Kopf nach unten in der Luft gehalten wird, so befindet sich der Kopf meist in der Stellung — 90°. Wird derselbe dorsalwärts gebeugt (gehoben), so passiert er zunächst die Minusstellung der Labyrinthreflexe (— 135°); sowie dann aber die Mundspalte sich über die Horizontalebene erhebt, der Kopf also ganz gegen den Rücken zu gebeugt ist (+ 135°), kommt es zu einer (meist geringen) Tonuszunahme von den Labyrinthen aus. — Wird umgekehrt der Kopf ventralwärts gebeugt, so gelangt er über — 45° und 0° in die Maximumstellung der Labyrinthreflexe (+ 45°), wenn die Schnauze sich zwischen den Vorderpfoten befindet. Tiere mit überwiegenden Labyrinthreflexen müssen daher bei freihängendem Kopfe minimalen Gliedertonus zeigen, während bei ventraler oder dorsaler Beugung eine Tonussteigerung eintritt, sobald die Schnauze über die Horizontale gehoben wird. Bei der ventralen Beugung muss die Tonussteigerung grösser sein als bei der dorsalen. Dieses Verhalten war in 13 von 17 Fällen nachzuweisen.

Die symmetrischen Halsreflexe von den mittleren Halsgelenken können, wenn sie vorhanden sind, dieses Ergebnis für die Vorderbeine etwas verschieben. Ventralbeugung lässt den Vorderbeintonus sinken, wirkt also dem vermehrten Labyrinthtonus entgegen, Dorsalbeugung lässt ihn steigen, kann also schon bei Kopfstellungen von — 135° bis 180° zu Streckung der Glieder führen. Da aber diese Halsreflexe von nur schwachem Einfluss auf die Vorderbeine sind, so machen sie sich auch nur selten geltend. Nur in 2 von 17 Fällen stieg der Vorderbeintonus schon an, wenn der Kopf aus der Stellung — 90° bis nach 180° bewegt wurde.

Da sowohl bei Rückenlage wie bei Fussstellung der Tonus niedrig ist, wenn der Kopf stark ventralwärts gebeugt wird, ist es für viele Experimente von Vorteil, dass in Hängelage (Kopf unten) Ventralbeugung mit h o h e m Tonus gepaart ist. Man kann sich dadurch schnell von der Anwesenheit der Labyrinthreflexe überzeugen. Wenn

bei dieser Körperlage starkes Ventralbeugen des Kopfes bis in die Stellung + 45° Tonussteigerung herbeiführt, so sind wirksame Labyrinthreflexe vorhanden.

Ausnahmen: In dem schon S. 500 erwähnten abnormen Falle lag das Maximum des Vorderbeintonus bei Kopfstellung — 90° bis — 45°. In einem anderen Falle, bei dem die Sektion die Unvollständigkeit der Dezerebrierung erwies, lag es bei — 90°. Eine Erklärung für dieses abweichende Verhalten ist zurzeit nicht zu geben.

In dem einen Falle, in welchem der Einfluss von Heben-Senken in Hängelage auf die Hinterbeine untersucht wurde, ergab sich das erwartete Resultat, dass das Tonusminimum bei nach unten hängendem Kopfe (— 90°), das Maximum bei starker Ventralbeugung des Kopfes (+ 45°) eintrat. In letzterem Falle addieren sich die Wirkungen der Labyrinth- und Halsreflexe auf die Hinterbeine.

b) Drehen.

Wenn bei Hängelage (Kopf unten) der Kopf nach unten hängt (— 90°), so bewirkt Kopfdrehen keine Änderung der Neigung der Mundspalte gegen die Horizontalebene. Es werden also keine Labyrinthreflexe bei dieser Bewegung ausgelöst, und es kommen nur gegensinnige Reaktionen zustande. In neun Versuchen kam denn auch ausnahmslos Tonuszunahme des Kiefer- und Tonusverlust des Schädelbeines zur Beobachtung.

c) Wenden.

Hängt der Kopf nach unten (— 90°), so befindet er sich nahezu in der Minimumstellung der Labyrinthreflexe. Demnach wird Wenden des Kopfes um die Scheitel-Schädelbasis-achse eine Zunahme des Tonus aller Extremitäten durch Labyrinthreflex verursachen müssen. Ausserdem kommt es zu den Halswendereflexen, welche Tonuszunahme im Kieferbein und Tonusabnahme im Schädelbein bedingen. Für das Kieferbein müssen sich diese beiden Einflüsse addieren, und es kommt daher stets zur Tonuszunahme in diesem Beine (neun Beobachtungen). Für das Schädelbein wirken sie sich entgegen; daher kam es in zwei Fällen hier zur Tonussteigerung, in einem Falle zum Gleichbleiben des Tonus, in sechs Fällen zur Erschlaffung.

Wird bei Hängelage (Kopf unten) der Kopf dorsalwärts gebeugt, bis die Mundspalte horizontal steht (180°), so erfolgt das Wenden aus dieser Ausgangsstellung ohne Labyrinthreflexe, weil sich dann die Neigung der Mundspalte gegen die Horizontale nicht ändert. Infolgedessen treten dann auch nur rein gegensinnige Halswendereflexe auf (Tonuszunahme im Kieferbein und Tonusabnahme im Schädelbein).

5. Hängelage: Kopf oben.

Bei Hängelage (Kopf oben) lassen sich die Tonusänderungen der Beine nur schlecht untersuchen, weil man dezerebrierte Katzen nicht gut längere Zeit in dieser Lage halten kann. Wahrscheinlich infolge ungenügender Blutversorgung des Kopfmarkes kommt es zu Atemstörungen und zur Beeinträchtigung der Enthirnungsstarre. Man kann sich dadurch helfen, dass man eine feste Binde um den Bauch legt; aber auch so können die Prüfungen immer nur kurze Zeit andauern. Es wurde daher nur festgestellt, dass auch bei dieser Körperlage die bisher gefundenen Regelmässigkeiten Gültigkeit haben. Die Beobachtungen beziehen sich ausschliesslich auf die Vorderbeine.

a) Heben-Senken.

In allen Fällen war der Tonus hoch, solange der Kopf mit der Schnauze sich über der Horizontale befand, er sank, wenn durch starke Ventral- oder Dorsalbeugung die Mundspalte unter die Horizontale gesenkt wurde. Das Maximum lag in allen Fällen zwischen 0° und + 90°, meist genau bei + 45°, das Minimum in allen Fällen bei — 135°, also in der Minimumstellung der Labyrinthreflexe. Eventuell vorhandene Halsbeugereflexe müssen genau in derselben Weise wirken; im wesentlichen handelt es sich aber bei dieser Reaktion um Labyrinthreflexe.

b) Drehen.

Steht die Schnauze senkrecht nach oben (+ 90°), so kann Drehen keine Labyrinth-, sondern nur Halsdrehreflexe bewirken. Demnach war in allen Fällen durch Kopfdrehen nur Tonuszunahme im Kiefer-, und Tonusabnahme im Schädelbein hervorzurufen.

c) Wenden.

Steht in der Ausgangsstellung die Schnauze senkrecht nach oben, so ist der Strecktonus hoch. Wenden muss ihn von den Labyrinthen aus in allen Extremitäten vermindern. Vom Halse aus bewirkt Wenden Tonuszunahme im Kiefer- und Tonusabnahme im Schädelbein. Die beiden Effekte müssen sich also in diesem Falle für das Schädelbein addieren, in welchem daher auch jedesmal ein Tonusverlust beobachtet werden konnte. Für das Kieferbein wirken sich Labyrinthe und Hals entgegen; hier war daher unter sechs Fällen zweimal Erschlaffung und viermal Tonussteigerung festzustellen.

Damit sind die Wirkungen der drei hauptsächlichsten Bewegungsarten des Kopfes (Heben-Senken, Drehen und Wenden) bei den fünf Hauptlagen des Körpers im Raume (Rücken-, Seiten-, Bauchlage und die beiden Hängelagen) geschildert worden. Sobald es sich um Tiere mit wirksamen Labyrinthreflexen handelt, sind die Reaktionen auf diese Bewegungen in keiner der Körperlagen identisch. Trotzdem gelingt es, wie im vorstehenden gezeigt wurde, diese verwirrende Mannigfaltigkeit verschiedener Tonusänderungen vollständig zu begreifen. Es handelt sich um einfache Superposition von relativ wenigen Reflexen, welche teils von den Labyrinthen, teils vom Halse aus ausgelöst werden. Die bisher gefundenen Reflexe genügen, um alle beobachteten Reaktionen (mit den oben erwähnten verschwindenden Ausnahmen) zu erklären. Wenn also ausser den hier beschriebenen Hals- und Labyrinthreflexen dabei noch andere mit ins Spiel treten, so können sie jedenfalls nur von ganz minimaler Wirksamkeit sein.

Diese tonischen Reaktionen der Glieder auf Kopfbewegungen haben die Aufgabe, die „Stellung“ des Körpers in einer zur jeweiligen Kopfstellung passenden Weise einzustellen. Für die verschiedenen Kopfbewegungen bei Fusstellung des Tieres konnte oben gezeigt werden, dass der Kopf „führt“ und der Körper „folgt“. Es handelt sich um einen Mechanismus, der wie kaum ein anderer die Gesamtmuskulatur des Tieres zusammenfasst. Der tonische Charakter der Reaktionen ist hierfür von besonderer Wichtigkeit.

X. Unterscheidung von Labyrinth- und Halsreflexen.

Im vorigen Abschnitt wurden die Kopfbewegungsreflexe bei den verschiedenen Körperlagen beschrieben und auf eine Kombination von Hals- und Labyrinthreflexen zurückgeführt. Die dabei zur Beobachtung gekommenen Variationen wurden dabei erklärt durch den Umstand, dass bei einzelnen Versuchstieren die Labyrinth-, bei anderen die Halsreflexe überwiegen. In diesem Abschnitt ist nun zu schildern, wie man im Einzelversuch sich über die relative und absolute Wirksamkeit dieser beiden Reflexgruppen orientieren kann. Einiges hierher Gehörige ist bereits im vorigen Abschnitt gestreift worden.

Die einwandfreiesten und vollständigsten Resultate erhält man, wenn man zu Beginn des Versuches das Tier eingipst und dann die isolierten Labyrinthreflexe untersucht. Darauf wird der Gipsverband

entfernt und nunmehr die Änderungen des Gliedertonus auf Heben-Senken, Drehen und Wenden bei den fünf verschiedenen Körperlagen festgestellt. Darauf erfolgt dann die Ausschaltung der beiden Labyrinthe mit Kokain; es bleiben dann also nur die Halsreflexe übrig, und man untersucht nun noch einmal den Einfluss der drei Kopfbewegungen in den fünf Körperlagen durch. Dann bekommt man 1. den Einfluss der Labyrinthe allein, 2. den Einfluss von Labyrinth- und Halsreflexen kombiniert und 3. den Einfluss der Halsreflexe allein und kann nun entscheiden, inwieweit sich durch Kombination von 1. und 3. die Resultate der zweiten Versuchsreihe erklären lassen. Dieses Verfahren ist aber umständlich und zeitraubend.

Will man sich schnell orientieren, so empfiehlt es sich zunächst, Kopfdrehen in Seitenlage zu machen. Reagieren hierbei das rechte und linke Vorderbein gleichsinnig (Streckung bei Scheitel-unten, Erschlaffung bei Kiefer-unten), so überwiegen nach dem S. 507 Gesagten die Labyrinthreflexe; reagieren sie gegensinnig (Kieferbein Streckung, Schädelbein Erschlaffung), so überwiegen die Halsreflexe. Reagiert dagegen immer nur das obere Bein, so halten sich beide Reflexgruppen ungefähr die Wage.

Über die Anwesenheit wirksamer Labyrinthreflexe kann man sich schnell orientieren, wenn man bei Hängelage (Kopf unten) den Kopf stark ventralwärts beugt, bis er in die Stellung $+ 45^{0}$ kommt (vgl. S. 511). Wenn dann der vorher geringe Strecktonus der Vorderbeine deutlich zunimmt, sind sicher Labyrinthreflexe vorhanden. Denn die hierbei möglichen Halsbeugereflexe müssten in entgegengesetztem Sinne wirken.

Labyrinthreflexe sind auch zu demonstrieren, wenn Heben-Senken des Kopfes in Rückenlage den entgegengesetzten Effekt hat wie in Fussstellung, d. h. wenn Dorsalbeugung in Fussstellung und Ventralbeugung in Rückenlage den Vorderbeintonus steigen lassen, und wenn Ventralbeugung in Fussstellung und Dorsalbeugung in Rückenlage Erschlaffung bedingen.

In vielen Fällen kann man auch, wenn das Tier nicht gar zu schwer ist, ohne Eingipsen Bewegungen mit der ganzen Katze in der Luft ausführen, ohne die Stellung des Kopfes gegen den Rumpf wesentlich zu ändern und ohne daher Halsreflexe zu erregen. Wenn man dann aus der Rückenlage das Kopfende senkt, so nimmt bei wirksamen Labyrinthen der Vorderbeintonus ab, wenn man das Kopfende hebt, so steigt er. Oder man legt das Tier in Rückenlage

mit etwas erhobener Schnauze (+ 45°), dann ist der Vorderbeintonus hoch. Dreht man nun das Tier (unter sorgfältiger Einhaltung derselben Stellung des Kopfes zum Rumpfe) um seine Längsachse in die Bauchlage, so kommt dadurch der Kopf in die Stellung — 135°, und bei wirksamen Labyrinthen erfolgt eine hochgradige Erschlaffung.

Folgender Versuch veranschaulicht, wie man sich durch Drehen des ganzen Tieres über Hals- und Labyrinthreflexe orientieren kann:

Versuch 50. — Katze. 9h 50′ in tiefer Chloroformnarkose dezerebriert. — 10h 20′ Durchschneidung des Rückenmarkes am 12. Brustwirbel. Gute Starre der Vorderbeine.

11h 45′. — In Seitenlage hat Heben-Senken einen deutlichen Einfluss. Bei Ventralbeugung sinkt der Vorderbeintonus, bei Dorsalbeugen steigt er stark an. Da Heben-Senken in Seitenlage keine Labyrinthreflexe auslöst, handelt es sich um die symmetrischen Reflexe von der Halsmitte. Es erhob sich nun die Frage, ob ausser diesen symmetrischen Halsreflexen noch Labyrinthreflexe nachzuweisen wären. Zu diesem Zwecke wurde bei Seitenlage des Tieres der Kopf ventralwärts gebeugt, so dass der Vorderbeintonus sank. Wurde in dieser Kopfstellung das ganze Tier in die Rückenlage gedreht, so erfolgte eine kräftige Streckung der Vorderbeine, wurde es in Bauchlage gedreht, so wurden dieselben vollständig erschlafft (manchmal mit aktiver Beugung).

Wurde jetzt umgekehrt der Kopf dorsalwärts gebeugt, bis die Mundspalte senkrecht zur Wirbelsäule stand, so erhielt man auf Drehen des ganzen Tieres um seine Längsachse genau das entgegengesetzte Resultat. Drehen in Bauchlage liess nun den Vorderbeintonus maximal werden, während in Rückenlage Erschlaffung eintrat.

Liess man also bei diesen Bewegungen die Stellung des Kopfes zum Rumpfe unverändert, so erfolgte jedesmal Streckung, wenn die Schnauze nach oben, jedesmal Erschlaffuug, wenn sie nach unten sah. Die Reaktion war also allein abhängig von der Änderung der Stellung des Kopfes im Raume und trat in den beiden Fällen bei genau entgegengesetzten Stellungen des Rumpfes im Raume ein.

Wurde bei stark dorsalwärts gebeugtem Kopfe der Körper in die beiden Hängelagen gebracht, so war der Tonus der Vorderbeine bei Kopf oben maximal, bei Kopf unten minimal. Wurde der Kopf aber stark ventralwärts gebeugt, so war bei Kopf unten der Tonus maximal und bei Kopf oben minimal. D. h. der Tonus war jedesmal hoch, wenn sich der Scheitel unten und der Kiefer oben befand, er war niedrig, wenn sich der Scheitel oben und der Kiefer unten befand. Auch hier also ist der Erfolg der Reaktion abhängig von der Stellung des Kopfes im Raume, d. h. von den Labyrinthen.

Auf diese Weise gelang es, am intakten Tiere die gleichzeitige Anwesenheit der symmetrischen Halsreflexe und der Labyrinthreflexe sicherzustellen, ohne das Tier einzugipsen, und ohne Kokain ins Labyrinth zu injizieren.

Will man bei Tieren mit intakten Labyrinthen sich über die Wirksamkeit der Halsreflexe unterrichten, so benutzt man dazu

solche Kopfbewegungen, durch welche keine Labyrinthreflexe ausgelöst werden. Das sind alle diejenigen, durch welche die Neigung der Mundspalte gegen die Horizontalebene nicht geändert wird. Nachstehend seien die wichtigsten aufgezählt mit Beifügung derjenigen Halsreflexe, welche man bei diesen Bewegungen isoliert zur Wirkung bringt.

1. Rückenlage: Wenden (Halswendereflexe).
2. Fussstellung mit geradeaus gerichteter Schnauze (180°): Wenden (Halswendereflexe).
3. Fussstellung mit erhobener Schnauze (+ 90°): Drehen. (Halsdrehreflexe).
4. Hängelage mit Kopf unten (— 90°): Drehen (Halsdrehreflexe).
5. Seitenlage: Hebensenken (symmetrische Halsbeugereflexe).
6. Seitenlage: Druck auf die Dornfortsätze an der Grenze von Brust- und Halswirbelsäule (Vertebra-prominens-Reflex).

Ein weiteres Mittel, das man in manchen Versuchen benutzen kann, um sich die Halsreflexe isoliert zur Anschauung zu bringen, besteht darin, dass man d e n K o p f durch einen Kopfhalter in einer bestimmten Stellung i m R a u m e f i x i e r t und nun die Lage des Rumpfes zum Kopfe ändert. Auch dann können keine Labyrinthreflexe auftreten. Ein Versuchsbeispiel verdeutlicht am besten die Anwendung dieses Verfahrens:

Versuch 40. — Katze. 9ʰ 40′ in tiefer Chloroformnarkose dezerebriert. 10ʰ 10′ Durchtrennung des Rückenmarkes am 11. Brustwirbel.

Der Kopf wird darauf bei Rückenlage des Rumpfes in der Stellung + 45° fixiert (Scheitel unten, Kiefer oben, Schnauze etwas gehoben). Der Tonus ist dann in den Vorderbeinen sehr stark. Wird jetzt bei unveränderter Stellung des Kopfes im Raume der Rumpf auf eine Seite gelegt, so nimmt der Tonus des unten befindlichen Beines deutlich ab, der des oberen Beines nur wenig zu.

Befestigt man aber den Kopf vorher in der Stellung —45° mit etwas gesenkter Schnauze, so ist bei Rückenlage des Rumpfes der Tonus der Vorderbeine viel geringer. Wird jetzt der Rumpf auf eine der beiden Seiten gelegt, so wird vor allen die Tonus z u n a h m e des oberen Beines deutlich, während die Erschlaffung des unteren Beines gering ist. Man sieht hieraus, wie sich die Halsdrehreflexe in verschiedener Weise äussern, je nachdem sie sich auf einen hohen oder niedrigen Labyrinthtonus superponieren.

Wird bei Rückenlage des Rumpfes der Kopf in der Stellung —45° fixiert, so ist der Vorderbeintonus gering. Nunmehr kann man den Rumpf heben, bis der After ganz oben steht, oder senken, bis er sich ganz unten befindet, ohne dass sich der Tonus nachweislich ändert. (Symmetrische Halsbeugereflexe fehlen also.) Sowie man aber den Rumpf auf dem Tische liegen lässt und den Kopf

in dorsoventraler Richtung bewegt, so erfolgen starke Änderungen des Vorderbeintonus, welcher bei der Kopfstellung + 45° maximal wird, bei Bewegung in die anderen Kopfstellungen wieder abnimmt.

Wird bei Rückenlage des Rumpfes der Kopf in der Stellung — 45° fixiert, so kann man den Rumpf heben, bis die Wirbelsäule senkrecht steht und der After sich oben befindet, ohne dass der Gliedertonus sich ändert. Wenn man jetzt, ohne die Lage des Kopfes gegen den Rumpf zu ändern, das ganze Tier wieder auf den Rücken legt, so erfolgt Streckung der Vorderbeine, weil man dadurch den Kopf wieder in die Maximumstellung der Labyrinthreflexe bringt.

Bei diesen Versuchen wird also abwechselnd: 1. bei unveränderter Stellung des Kopfes im Raum die Stellung des Rumpfes gegen den Kopf und gegen den Raum geändert, 2. bei unverändeter Stellung des Rumpfes im Raum die Stellung des Kopfes gegen den Rumpf und gegen den Raum geändert und 3. bei unverändeter Stellung des Kopfes zum Rumpf die Stellung von Kopf und Rumpf zum Raume geändert. Dadurch lässt sich dann leicht sehen, welchen Einfluss die Veränderungen der Kopfstellung zum Raum und zum Körper jede für sich haben. Natürlich sind noch viele andere Kombinationen möglich, deren einzelne Aufzählung sich hier erübrigt, da die dabei erhaltenen Resultate nichts prinzipiell Neues ergaben.

Dass es gelingt, in schwierigen Fällen sich durch dieses Verfahren Klarheit zu verschaffen, möge zum Schluss dieses Abschnittes noch das Protokoll eines Versuches zeigen, der anfangs allen Regeln zu widersprechen schien, bis sich schliesslich eine sehr einfache Aufklärung fand:

Versuch 52. — Es handelt sich um eine Katze, der vor 13 Tagen beide Labyrinthe exstirpiert worden waren. Sie hatte alle typischen Erscheinungen labyrinthloser Tiere gezeigt. Nach Dezerebrierung und Durchtrennung des Rückenmarkes am 12. Brustwirbel entwickelte sich vorzügliche Starre des Nackens und der Vorderbeine. Wie in den übrigen Versuchen an labyrinthlosen Tieren (S. 465), waren die Halsdreh- und -wendereflexe sehr deutlich ausgesprochen und fielen bei jeder Lage des Tieres in gleicher typischer Weise aus. Der Vertebra-prominensreflex war vorhanden, symmetrische Halsreflexe fehlten. Wie erwartet, war denn auch von Labyrinthreflexen nichts zu entdecken, als das Tier auf einem Brette fixiert und in verschiedene Stellungen zum Raume gebracht wurde.

Nur eine Ausnahme stellte sich heraus: Wurde das Tier in Rückenlage auf dem Brette befestigt, so verursachte Heben des Kopfendes um etwa 45° eine konstante und starke Streckung der Vorderbeine, genau so, wie wenn es sich um Labyrinthreflexe gehandelt hätte. Die nähere Untersuchung ergab folgendes: Die Zunahme des Strecktonus tritt nach ziemlich langer Latenz auf, ist aber vorübergehend. Sie erfolgt nicht, wenn der Rumpf festliegt und der Kopf allein um 45° gehoben wird. Dagegen erfolgt sie mit Sicherheit, wenn der Kopf fest liegen bleibt und der Rumpf um 45° unter die Horizontale gesenkt wird (After tiefer als der Kopf). Es kann also weder die

Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpf noch die Änderung der Stellung des Kopfes zum Raume die Ursache der Tonuszunahme sein. Die Ursache muss vielmehr in der Änderung der Stellung des Rumpfes zum Raum liegen, also in der Schwerkraft.

Es ist aber nicht die Wirkung der Schwerkraft auf die Vorderbeine selbst die Ursache der Streckung; denn dieselbe tritt auch ein, wenn während der Bewegung des Rumpfes die Vorderbeine dauernd genau vertikal gehalten werden. Dagegen erfolgt auf Herabziehen der Haut seitlich an der unteren Thoraxhälfte tonische Streckung der Vorderbeine. Wird die Haut nur an der einen Brustseite kaudalwärts verschoben, so ist die Streckung gering; geschieht es beiderseits, so ist sie sehr kräftig und deutlich. — Wird die Thoraxhaut mit der Hand in ihrer Lage gegen die Rippen fixiert und nunmehr das Kopfende des Brettes gehoben, so bleibt der Reflex aus; lässt man aber nun die Hand los, so dass die Haut der Schwere folgend an der Brustwand herabgleiten kann, so erfolgt jetzt der Reflex nach der typischen Latenz.

Es lässt sich also in diesem Falle zeigen, dass die Streckung der Vorderbeine überhaupt nichts mit einer Bewegung des Kopfes zu tun hat, sondern infolge eines Hautreflexes vom Rumpfe aus eintritt.

Labyrinthreflexe waren also auch bei diesem Tiere nicht nachzuweisen. — Trotz besonderer Aufmerksamkeit haben wir diesen merkwürdigen Hautreflex bei keinem anderen Versuchstiere wiedergefunden.

An der Hand der hier gegebenen Anweisungen wird es in jedem Falle gelingen, die Labyrinth- und Halsreflexe bei dezerebrierten Tieren auseinanderzuhalten und von anderen Reflexen zu unterscheiden.

XI. Versuche an Hunden.

Die an der Katze gewonnenen Resultate liessen es wünschenswert erscheinen, den Einfluss der Kopfstellung auf den Gliedertonus auch bei anderen Tierarten zu untersuchen, um zu erfahren, ob es sich um Reaktionen handelt, die bei der Katze allein vorhanden sind oder eine allgemeinere Gültigkeit besitzen. In dieser Arbeit sollen noch die Ergebnisse von sieben Experimenten an Hunden mitgeteilt werden, welche zeigen, dass bei diesen Tieren sich prinzipiell die gleichen Reflexe nachweisen lassen. Die Versuchsmethodik war die gleiche wie bei den Katzen. In einem Falle wurde das Rückenmark durchtrennt; in den sechs anderen Versuchen wurde es intakt gelassen. Man tut gut, nur Tiere von 2—3 kg zu verwenden, da sich schwerere Hunde nicht so leicht frei in der Luft bewegen und drehen lassen. Ein Versuch wurde an einem Hündchen von 13 Tagen mit noch geschlossenen Augen angestellt.

Um eine Wiederholung aller Details zu vermeiden, möge es genügen, die Protokolle von zwei typischen Versuchen wiederzugeben:

Versuch 88. — Kleiner Hund.

9^h 50′. Nach Unterbindung beider Karotiden und Durchtrennung der Vagi wird in tiefer Chloroformnarkose dezerebriert. Sofort spontane Atmung und Starre aller vier Extremitäten.

9^h 57′. Seitenlage, Drehen: Vorne und hinten zeigt das obere Bein als Kieferbein Tonuszunahme, als Schädelbein Tonusabnahme. Das untere Bein reagiert nicht.

10^h 55′. Seitenlage, Heben-Senken: wirkungslos.

Vertebra-prominens-Reflex: wirkt stark auf die Vorderbeine, schwach, aber deutlich auf die Hinterbeine.

Rückenlage, Heben-Senken: Maximum für Vorder- und Hinterbeine bei + 45°, der Tonus sinkt bei Bewegung nach + 135° und — 90°.

Fussstellung, Heben-Senken: Tonuszunahme bei Heben, Tonusabnahme bei Senken der Schnauze. Reaktion nur in den Vorderbeinen.

11^h 15′. Seitenlage, Heben-Senken: auf die Vorderbeine wirkungslos. Hinterbeine bekommen bei Senken Zunahme, bei Heben Abnahme des Tonus (schwach, aber deutlich).

Seitenlage, Drehen und Wenden: Tonus des Kieferbeines nimmt vorne und hinten zu, des Schädelbeines ab. Oberes Bein reagiert stärker.

Labyrinthreflexe: Hund in Rückenlage auf einem Kaninchenbrett fixiert und der Kopf unbeweglich daran befestigt. Heben und Senken des Kopfendes des Brettes: Maximum des Strecktonus bei der Kopfstellung + 45° (Latenz 6—10 Sek.). Der Tonus sinkt bei Senken des Kopfendes, sobald die Mundspalte die Horizontalebene passiert. Vorder- und Hinterbeine reagieren gleichmässig. — Beim Heben des Kopfendes bis + 90° nimmt der Tonus etwas ab, kehrt beim Senken nach + 45° wieder zurück. — Bauchlage: Tier reitet auf dem Kaninchenbrett mit $\wedge$-förmigem Querschnitt. Kopf fixiert. Vorder- und Hinterbeine zeigen bei Heben des Kopfendes über die Horizontale Tonuszunahme, bei Senken unter die Horizontale Tonusabnahme.

Rückenlage, Wenden: vorn und hinten Tonuszunahme im Kiefer- und Tonusabnahme im Schädelbein.

Rückenlage, Kopf durch eine Klemme unverrückbar fixiert: wird der Rumpf auf die rechte oder linke Seite gedreht, so erfolgt vorne und hinten Streckung des Kieferbeines und Tonusabnahme des Schädelbeines.

12^h. Sehr gute Starre aller vier Beine.

Seitenlage, Heben-Senken: beim Senken des Kopfes Tonusabnahme vorne und Tonuszunahme hinten; beim Heben des Kopfes Tonuszunahme vorne und Tonusabnahme hinten. — Dasselbe tritt auch bei alleiniger Bewegung in den obersten Halsgelenken ein.

Fussstellung, Heben-Senken:

Kopfstellung + 90°; Schnauze senkrecht nach oben: guter Tonus der Vorderbeine, die Hinterbeine sinken zusammen, der Schwanz ist gesenkt, der Rücken ist vorne gehoben und hinten gesenkt.

Kopfstellung 0°; guter Tonus aller vier Beine, Tier „steht“.

Kopfstellung — 90°; Vorderbeine sinken zusammen, Hinterbeine haben noch guten Tonus, Schwanz wird gehoben, der Rücken ist vorne gesenkt und hinten gehoben.

Rückenlage, Heben-Senken:

Kopfstellung + 45°; maximaler Tonus aller vier Beine.

Kopfstellung + 135°; Vorderbeine schlaff, Hinterbeine steif.

Kopfstellung — 90°; Vorderbeine steif, Hinterbeine schlaff.

Seitenlage, Vertebra-prominens-Reflex wirkt auf Vorder- und Hinterbeine im gleichen Sinne, vorne stärker.

Hängelage mit Kopf unten, Heben-Senken: maximaler Tonus aller vier Pfoten, wenn der Kopf + 45° steht. Bei Kopfstellung 180° sinkt der Tonus der Vorderbeine weniger, der der Hinterbeine sehr stark.

2h. Seitenlage, Drehen und Wenden: typische Reaktion vorne und hinten, oberes Bein stärker.

Versuch 90. — Kleiner Hund von 2 kg.

10h 20'. Nach Unterbindung beider Karotiden und Durchtrennung der Vagi wird in tiefer Chloroformnarkose dezerebriert.

10h 35'. Spontane Atmung. Beginnende Starre.

10h 50'. Seitenlage, Drehen: Tonuszunahme im Kiefer- und Erschlaffung im Schädelbein.

Rückenlage, Heben-Senken: Tonusmaximum vorne bei Kopfstellung + 45°, Tonusabnahme bei + 135° und — 90°. Hinterbeine reagieren noch nicht.

11h 15'. Eingipsen mit drei Bleiplatten, Rückenplatte reicht bis zum Schwanzansatz. Mundspalte bei Rückenlage + 30° gegen die Horizontale geneigt. Prüfung auf Labyrinthreflexe.

11h 25'. Reaktion noch schwach und allein an den Vorderbeinen. Der Tonus ist maximal, wenn der Kopf + 45° steht; er ist minimal bei Kopfstellung — 135°. Bei Rückenlage ist der Vorderbeintonus stärker als bei Bauchlage.

11h 45'. Dasselbe deutlicher. Das Maximum liegt bei + 45°, der Tonus bleibt hoch zwischen 0° und + 90°; das Minimum liegt bei — 135°.

12h 45'. Dasselbe. Jetzt reagieren auch die Hinterbeine schwach mit, und zwar in genau demselben Sinne wie die Vorderbeine.

2h 30'. Sehr deutliche Reaktion der Vorderbeine, schwächere, aber deutliche Reaktion der Hinterbeine. Maximum + 45°, Tonus hoch zwischen — 45° und + 90°, Minimum — 135°. Konstantes Resultat bei mehrfacher Prüfung.

Gipsverband entfernt.

3h. Seitenlage, Wenden: vorne und hinten erfolgt Tonuszunahme im Kieferbein und Erschlaffung im Schädelbein; oberes Bein reagiert stärker.

Seitenlage, Drehen: dasselbe.

Seitenlage, Heben-Senken: die Vorderbeine zeigen bei Ventralbeugung Abnahme, bei Dorsalbeugung Zunahme des Tonus. Die Hinterbeine zeigen bei Ventralbeugung Zunahme, bei Dorsalbeugung Abnahme des Tonus. — Alleinige Bewegung im Atlanto-Occipitalgelenk ist unwirksam.

Seitenlage, Vertebra-prominens-Reflex: Tonusabnahme aller vier Beine.

Rückenlage, Heben-Senken: Bei Kopfstellung + 45° haben alle vier Beine maximalen Tonus. Bei Ventralbeugung nach + 90° und + 135° werden die Vorderbeine aktiv gebeugt, die Hinterbeine haben noch deutlichen Strecktonus. Bei Dorsalbeugung nach — 90° sind die Hinterbeine schlaff, die Vorderbeine haben noch deutlichen Tonus.

Rückenlage, Wenden bei horizontaler Mundspalte: vorne starke, hinten deutliche Reaktion. Zunahme im Kiefer- und Abnahme im Schädelbein.

Rückenlage, Drehen bei Kopfstellung — 90°: dasselbe.

Fussstellung, Heben-Senken: Streckung der Vorderbeine bei gehobener, Erschlaffung bei gesenkter Schnauze. Hinterbeine zeigen keine deutliche Reaktion.

Fussstellung, Drehen bei erhobener Schnauze (+ 90°): Kieferbein Zunahme, Schädelbein Abnahme des Tonus vorne und hinten.

Fussstellung, Wenden bei horizontaler Mundspalte: dasselbe, aber schwächere Reaktion als auf Drehen.

Hängelage mit Kopf unten, Heben-Senken: Minimum aller vier Beine, wenn der Kopf nach unten hängt. Wird der Kopf ventralwärts zwischen die Vorderpfoten gebeugt (+ 45°), so werden alle vier Pfoten gestreckt, die hinteren stärker. Bei starker Dorsalbeugung (+ 135°) werden alle vier Pfoten gestreckt, die vorderen stärker.

3h 25′. Ausschaltung des rechten Labyrinthes von der Bulla aus mit 20% Kokain. Kopfreflexe danach ungeändert. Bei Bewegung des ganzen Tieres ohne Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe ergibt sich das Tonusmaximum für alle vier Beine bei + 45°, das Minimum bei — 135°.

3h 42′. Ausschaltung des linken Labyrinthes in derselben Weise. Danach sind alle Labyrinthreflexe verschwunden; Drehen des ganzen Tieres bei unveränderter Stellung des Kopfes zum Rumpfe ist ohne jeden Einfluss auf den Gliedertonus. Dagegen verursacht in jeder Lage des Tieres Drehen und Wenden Streckung des Kiefer- und Erschlaffung des Schädelbeines, beim Vertebra-prominens-Reflex erschlaffen alle vier Beine, bei Ventralbeugung erschlaffen die Vorderbeine und werden die Hinterbeine gestreckt, bei Dorsalbeugung werden die Vorderbeine gestreckt und erschlaffen die Hinterbeine.

Die Enthirnungsstarre ist auch nach der Labyrinthausschaltung noch gut ausgeprägt.

Diese beiden Versuche zeigen, dass der Hund die gleichen Reflexe hat wie die Katze. In guten Versuchen sind die Reaktionen sehr stark ausgesprochen, wie sich auf den kinematographischen Aufnahmen (Fig. 16) sehen lässt. Die Tonusänderungen sind am stärksten im Schulter- und Ellbogengelenk wahrzunehmen; geringer sind sie in den Fuss- und Zehengelenken. Im einzelnen ergaben sich folgende Besonderheiten:

Labyrinthreflexe waren in sechs von den sieben Versuchen nachzuweisen. Sie gleichen vollkommen denen bei der Katze. Auch beim Hunde genügt ein Labyrinth, um die Glieder beider Körperseiten zu beeinflussen. In vier Fällen konnte die Lage des Maximums und Minimums der Labyrinthreflexe genauer festgestellt werden. Zweimal lag das Maximum genau bei Kopfstellung + 45°, das Minimum bei — 135°. In einem Falle war das Maximum bei 0° und das Minimum bei 180°. In einem Falle, von dem die Kinoaufnahme (Fig. 16) stammt, lag das Maximum ungefähr bei + 90°, das Minimum bei — 90°. In diesem letzteren Falle war bei der Kopfstellung 0° der Labyrinthtonus geringer als bei 180°. Die Anzahl der Versuche ist zu gering, um den Schluss zu erlauben, dass beim Hunde die Variationen in der Maximum- und Minimumstellung der Labyrinthe grössere sind als bei der Katze. Auch lässt sich nicht sagen, ob es sich um individuelle oder um Rasseneigentümlichkeiten der verwendeten Tiere handelt.

a



b



c



Fig. 16.

Zu Fig. 16 gehörig. Aus einer kinematographischen Serienaufnahme.

Versuch 38. Grosser Hund, in tiefer Chloroformnarkose dezerebriert. Rückenmark nicht durchschnitten. Bei der Kinoaufnahme ist der Kopf nicht oder nur teilweise mit auf das Bild gekommen; die Kopfbewegungen sind daher nur an den Bewegungen des Halses, der Trachealkanüle usw. erkennbar.

Fig. 16 *a*—*c*: Rückenlage, Heben-Senken.

Fig. 16 *a*: Rückenlage, in der das schwere Tier durch zwei Assistenten gehalten wird. Kopfstellung ca. — 45°, Schnauze unter die Horizontale gesenkt.

Beine haben geringen Strecktonus, was besonders am rechten Vorder- und linken Hinterbein zu sehen ist.

Fig. 16 *b*: Schnauze über die Horizontale gehoben, Kopfstellung ca. + 45°, stärkste Streckung aller vier Beine.

Fig. 16 *c*: Nachdem darauf der Kopf wieder in dieselbe Stellung gebracht ist, wie auf Fig. 16 *a*, erschlaffen die Beine wieder.

Fig. 16 *d—k*: Fussstellung. Das Tier wird während der ganzen Aufnahme am Schwanze gehalten. Dasselbe ist aber so schwer, dass dadurch die Stelluug der Hinterbeine kaum beeinflusst wird (vgl. z. B. Fig. 16 *f*). Auf Fig. 16 *d—f* wird das Tier ausserdem am rechten Oberarm gehalten; auf Fig. 16 *g* sieht

g



d



h



e



i



f



k



Fig. 16.

man die Hand sich entfernen; auf Fig. 16 *h*—*k* steht das Tier frei. Die verschiedenen Kopfbewegungen werden durch Umfassen der Schnauze ausgeführt.

Fig. 16 *d*: Fussstellung, Schnauze gehoben, Kopfstellung ungefähr + 160°. Starker Strecktonus aller vier Extremitäten. Danach wird der Kopf gesenkt, und 2½ Sek. später beginnen die Vorderbeine zu erschlaffen.

Fig. 16 *e* ist 2 Sek. später aufgenommen. Man sieht die Senkung des Kopfes und vor allem die Erschlaffung der Hinterbeine. Der Rücken steht sowohl vorne wie hinten tiefer als auf Fig. 16 *d*. — Danach wurde die Schnauze wieder gehoben, das Tier richtete sich auf den tonisch gestreckten Vorderbeinen wieder auf und nahm eine ähnliche Stellung an wie auf Fig. 16 *d*. Darauf wieder Senken des Kopfes.

Fig. 16 *f*: Man sieht, wie infolgedessen die vier Beine erschlaffen und der Körper auf den Boden fällt.

Fig. 16 *g*: Das Tier steht auf seinen tonisch gestreckten Beinen. Der Kopf war gehoben und wird nun gesenkt (Fig. 16 *g* zeigt den Beginn der Senkung, während die Beine noch gestreckt sind). 1 Sek. danach beginnen die Beine zu erschlaffen. 0,6 Sek. später ist

Fig. 16 *h* aufgenommen. Die Erschlaffung aller vier Beine ist deutlich; besonders sind diesmal die Vorderbeine beteiligt.

Fsg. 16 *i*: Kopf gehoben. Streckstand auf allen vier Beinen. — Darauf Senkung des Kopfes. Nach einer Latenz von 2,5 Sek. beginnen die Beine zu erschlaffen. — 1 Sek. danach ist

Fig. 16 *k* aufgenommen. Das Tier stürzt zusammen, besonders vorne.

Von den Halsreflexen sind Dreh- und Wendereflexe stets deutlich ausgeprägt. Auch beim Hunde scheint Drehen stärker zu wirken als Wenden. Die Regeln für diese Reflexe sind die gleichen wie bei der Katze. Immer zeigen die Kieferbeine Tonuszunahme, die Schädelbeine Tonusabnahme. Der Vertebra-prominens-Reflex ist ebenfalls deutlich und gewöhnlich auf die Vorderbeine stärker wirksam als auf die Hinterbeine. Die symmetrischen Halsreflexe durch Heben — Senken des Kopfes waren in vier Versuchen nachweisbar (Fig. 16 entstammt einem Experiment, in welchem sie fehlten). Auch beim Hunde beeinflussen sie Vorder- und Hinterbeine im entgegengesetzten Sinne. Am wirksamsten ist auch hier die Bewegung in der Mitte der Halswirbelsäule. In einem unter vier Versuchen hatte aber auch Bewegung in den obersten Halsgelenken einen deutlichen Effekt (Versuch 88, S. 520); in einem anderen Versuch war der Erfolg zweifelhaft; in den übrigen zwei fehlte er. Die symmetrischen Halsreflexe auf Heben — Senken des Kopfes scheinen beim Hunde also auch vom oberen Teile der Halswirbelsäule, wenn auch in schwächerem Grade, ausgelöst werden zu können.

Die Kombination der Labyrinth- und Halsreflexe wird am besten durch die angeführten Versuchsbeispiele verdeutlicht. Auch hierbei wurden die bei der Katze gemachten Erfahrungen durchaus gültig befunden.

Die einfache Beobachtung auf der Strasse lehrt, dass auch der normale Hund Reaktionen zeigt, welche denen des dezerebrierten Tieres gleichen. Wenn ein Hund beim Laufen mit der Schnauze am Boden schnuppert, so sind die Ellbogengelenke gebeugt, und der Rumpf steckt deutlich tief in den Schultern drin. Hebt aber das Tier die Schnauze, so werden die Ellbogen gestreckt und der Rumpf aus den Schultern gehoben. Die Handgelenke bleiben gewöhnlich unbeeinflusst. Die Unterschiede zwischen beiden „Haltungen" sind besonders auffallend beim Laufen des Tieres, das dann die alternierenden Bewegungen der Extremitäten das eine Mal mehr mit gebeugten, das andere Mal mehr mit gestreckten Ellbogen ausführt. Dass auch beim stehenden Tiere Heben und Senken des Kopfes von den entsprechenden Tonusänderungen der Vorderbeine begleitet werden, kann man jederzeit leicht sehen. Nur muss man sich nicht verleiten lassen, auf die Fussgelenke zu sehen, welche beim Hunde ja ziemlich hoch über dem Boden liegen. Auch beim normalen Tiere ist die Beteiligung der Hinterbeine hierbei eine viel geringere. — Man kann beim Hunde direkt sehen, dass der Kopf „führt" und der Körper „folgt".

XII. Beobachtungen am Menschen.

Auch am Menschen lassen sich unter pathologischen Bedingungen tonische Reaktionen der Gliedmaassen durch Veränderung der Kopfstellung auslösen. Durch das grosse Entgegenkommen der klinischen Kollegen konnten Beobachtungen an fünf Fällen gesammelt werden. Sie haben alle das Gemeinsame, dass durch einen krankhaften Prozess die Funktion des Grosshirns vollständig oder grossenteils ausgeschaltet worden war, dass es sich also um eine Art von Dezerebrierung bei ihnen handelte. Es liegt in der Natur der krankhaften Prozesse, dass die Ausschaltung des Cerebrums dabei nicht so glatt und ausschliesslich erfolgt, wie es im Tierexperiment erreicht wird. Man weiss nie, inwieweit niedere Hirnteile mitbefallen sind, und wie weit das Grosshirn nicht doch etwa noch einen Einfluss ausüben kann. Trotzdem liess sich feststellen, dass die Reflexe durchaus denselben Charakter trugen, wie sie in den vorigen Ab-

schnitten von dezerebrierten Katzen und Hunden geschildert wurden. Ausserdem liess sich zeigen, dass Reflexe vom Halse aus sicher auch beim Menschen vorhanden sind, und es liess sich wenigstens wahrscheinlich machen, dass auch Labyrinthreflexe mitspielen. Da sich die Beobachtungen am Menschen direkt an die Tierversuche anschliessen, so sollen sie hier im Zusammenhang mit letzteren mitgeteilt werden. Bei vier von den fünf Fällen hat Prof. Heilbronner uns mit seiner reichen neurologischen Erfahrung bei der Untersuchung unterstützt. Den fünften Fall verdanken wir der freundlichen Mitteilung von Prof. Winkler in Amsterdam. Ihnen beiden sowie den noch namentlich zu nennenden klinischen Kollegen und ihren Assistenten sei auch an dieser Stelle der herzlichste Dank gesagt.

Fall I.

(Neurologische Klinik von Prof. Heilbronner, Chirurgische Klinik von Prof. Laméris).

J. J., 6 jähriges Mädchen. Aufgenommen 12. Januar 1910.

Klinische Diagnose: Hydrocephalus, wahrscheinlich sekundär nach Tumor cerebelli.

Anamnese: Ist normal geboren und hat sich zunächst normal entwickelt. Mit 4 Jahren Krämpfe, die in der linken Hand beginnen; vorübergehendes Nachschleppen des linken Beines. Danach wiederholte Anfälle von Bewusstlosigkeit, Gesichtskrämpfen, Augenverdrehen. Im Januar 1909 wieder fieberhafte Anfälle, nachher gelähmt. Verlust der Sprache, später des Hörens. Seit August Vergrösserung des Kopfes.

12. Januar 1910. Kind mit hochgradigem Hydrocephalus („bruit de pôt fêlé), beiderseits atrophische Stauungspapille, liegt ruhig auf dem Rücken, reagiert in keiner Weise, greift und spricht nicht. Kopf und Augen sind nach rechts deviiert. Wird der Kopf schnell von links nach rechts gedreht, so gehen die Augen mit einem Ruck nach links und bewegen sich dann langsam nach rechts. Auf Ausspritzen der Ohren mit kaltem Wasser treten die typischen Augenbewegungen auf. Die Vestibularisreflexe sind also erhalten. Pupillenreaktion rechts erloschen, links schwach. Kornealreflexe nur schwach. Die Muskeln der Arme und Beine hypotonisch. Patellarreflex links gesteigert. Beiderseits sind die Reflexe von Babinski und Oppenheim vorhanden. Das Kind muss mit Schlundsonde gefüttert werden. Sehr schlechte Schluckreflexe.

Wird das Kind im Bette aufgesetzt, oder wird es (um die Laufbewegungen zu prüfen), unter den Achseln frei mit senkrechter Wirbelsäule in der Luft gehalten, wobei ein Assistent den Kopf stützen muss, so tritt ein hochgradiger und andauernder Strecktonus und Adduktorentonus beider Beine auf.

19. Januar. Kind liegt auf dem Rücken, Kopf nach rechts gedreht. Auf Fig. 17*a* sieht man von hinten auf den enormen Hydrocephalus, das Gesicht

befindet sich nach rechts gedreht, die beiden Oberarme werden unterstützt, so dass sie senkrecht stehen, die Unterarme hängen schlaff nach unten, die Hände liegen auf dem Thorax auf. Nunmehr wird der Kopf um die Achse: Scheitel-



Fig. 17 *a*.

Halswirbelsäule passiv mit dem Gesicht nach links gedreht; darauf erfolgt eine langsame, kräftige tonische Streckung des linken Ellbogens (Fig. 17 *b*), der Unterarm steht senkrecht in die Höhe, die Hand wird aktiv dorsalwärts hyperextendiert. Passive Beugung des Ellbogens stösst nunmehr auf erheblichen Widerstand. Gleichzeitig kommt es zu Strecktonus des linken Knies. — Beim Zurückdrehen des Kopfes in die ursprüngliche Stellung (Fig. 17 *a*) fällt der linke Unterarm alsbald wieder schlaff auf die Unterlage herab. Diese Reaktion tritt mit maschinenmässiger Regelmässigkeit ein und lässt sich in der Klinik demonstrieren.

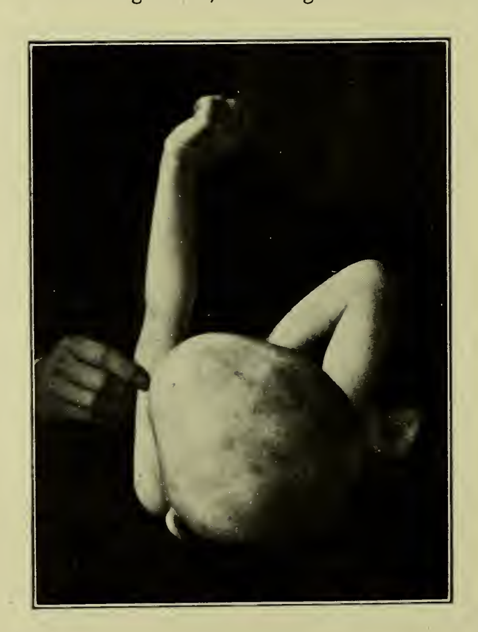


Fig. 17 *b*.

20. Januar. Genauere Untersuchung, wobei Strecktonus jedesmal dann angenommen wird, wenn ein deutlicher Widerstand gegen passive Beugung vorhanden ist, Beugetonus bei Widerstand gegen passive Streckung. Kind liegt auf dem Rücken, Kopf etwas nach rechts gewendet, Augen sehen nach rechts unten. Rechtes Knie und Hüfte tonuslos. Ebenso linke Hüfte. Linkes Knie und linker Ellbogen haben geringen, aber deutlichen Strecktonus. Linke Schulter und ganzer linker Arm schlaff.

Drehen des Kopfes nach links ergibt: tonische Streckung des linken Ellbogens mit Pronation und Strecktonus der Hand („Kieferarm"), schwächere Streckung des rechten Ellbogens. — Nunmehr wird der Kopf 5 Min. lang in seiner Stellung mit dem Gesichte nach links gelassen; der Tonus im rechten Ellbogen schwindet nach ½—1 Minute, der linke Arm bleibt aber dauernd kräftig gestreckt, nur nach 4 Min. erfolgt eine kurze Beugebewegung, worauf der Arm sofort wieder in seinen Streckstand zurückgeht. Nach 5 Minuten wird der Kopf wieder in die Mittelstellung zurückgedreht. Sofort fällt der linke Unterarm schlaff herab. Linke Hand und Schulter werden ebenfalls schlaff. — Drehen des Kopfes nach rechts ist wirkungslos. Zurückdrehen in Mittelstellung veranlasst schnell vorübergehenden Strecktonus des linken Armes.

Wenden des Kopfes (um die sagittale Achse) nach der rechten oder linken Schulter ist beiderseits wirkungslos, ebenso Beugen des Kopfes in ventraler Richtung.

Wird der ganze Körper samt dem Kopf, dessen Stellung gegen den Rumpf dabei möglichst unverändert gelassen wird (was bei dem schweren Hydrocephalus nur schwierig möglich ist), auf die linke Seite gelegt, so erfolgt nach einer ziemlich langen Latenz von ca. ½ Minute tonische Streckung beider Arme, besonders in den Ellbogengelenken, links stärker als rechts. Nach 3 Minuten ist der Strecktonus rechts verschwunden, links deutlich vorhanden und bleibt deutlich, bis nach 5 Minuten der Kopf allein zurückgedreht wird, so dass das Hinterhaupt aufliegt (der Rumpf bleibt auf der linken Seite liegen): darauf lässt der Strecktonus des linken Armes sofort nach; links tritt vielleicht Beugetonus auf (?). Jetzt wird bei stilliegendem Kopf der Körper auf den Rücken gedreht: dabei geht der linke Arm wieder in Streckstand (sicherer Halsreflex).

22. Januar. Fortsetzung. Kind in Rückenlage, Beine tonuslos.

Verhalten der Beine: Drehung des Kopfes mit dem Gesichte nach links bewirkt das Auftreten eines deutlichen Strecktonus im linken Quadriceps („Kieferbein"), der „plastisch" im Sinne von Sherrington[1]) ist. Einige Zeit danach erfolgt spontane Streckung des linken Armes und Beines. Als darauf der Kopf wieder in Mittelstellung zurückgedreht wird, schwindet diese Streckung und der plastische Quadriceps-Tonus. Kopf nach rechts gedreht: unsichere Reaktion, vielleicht etwas Beugetonus der Knie. Kopf in Mittelstellung zurückgedreht: kurze, aber starke Streckung des linken Knies, das danach wieder schlaff wird. Kopf nach links gedreht: zuerst geringe, aber deutliche Zunahme des Quadriceps-Tonus, nach einiger Zeit Streckung des linken Knies. Beim Zurückdrehen in Mittelstellung schwindet der Tonus wieder.

Verhalten der Arme: Kopf nach links gedreht: Streckung des linken Ellbogens mit „plastischem" Tonus. Beim Zurückdrehen in Mittelstellung Erschlaffung des linken Ellbogens. Kopf nach rechts gedreht: in beiden Ellbogen geringer Beugetonus, der beim Zurückdrehen des Kopfes wieder schwindet.

---

1) C. S. Sherrington, On plastic tonus and proprioceptive reflexes. Quart. Journ. of physiol. vol. 2 p. 109. 1909.

Rückwärtsbeugung des Kopfes ist wirkungslos. Ebenso heute auch das Umlegen des ganzen Körpers samt dem Kopf auf die linke Seite. Wird aus dieser Lage der Kopf allein in Mittelstellung zurückgedreht, so erfolgt keine Reaktion. Wird aber jetzt der Rumpf allein (bei unveränderter Lage des Kopfes auf der Unterlage) wieder in Rückenlage gebracht, so erfolgt eine starke Streckung des linken Ellbogens und schwacher Beugetonus des rechten Ellbogens.

25. Januar. Kind in Rückenlage, Kopf ist mit dem Gesicht nach rechts gedreht und nach der rechten Schulter gewendet. Dabei besteht Flexortonus im linken Knie und Ellbogen, in denen manchmal spontane Beugebewegungen auftreten. Auch im rechten Ellbogen etwas Beugetonus. — Drehen des Kopfes in Mittelstellung bringt linken Arm und linkes Bein in Strecktonus. — Nunmehr wird der ganze Körper samt dem Kopf auf die linke Seite gelegt, wobei die Stellung des Kopfes gegen den Rumpf nach Möglichkeit (s. o.) ungeändert gelassen wird. Es kommt darauf zu einem starken Strecktonus beider Beine und des linken Armes (vielleicht Labyrinthreflex?). — Ohne Änderung der Rumpflage wird jetzt der Kopf allein zurückgedreht, so dass das Hinterhaupt aufliegt (linkes Parietale steht aber immer noch tiefer als das rechte). Dieses bedingt eine spontane tonische Beugung des linken Beines und Armes, worauf beide wieder in Strecktonus gehen. — Jetzt wird der Körper auf den Rücken gedreht: ohne deutlichen Effekt. Als nun aber der Kopf auf das rechte Parietale gedreht wird, schwindet der Strecktonus sofort. — Drehung des Kopfes nach links bewirkt starken Strecktonus des linken, geringeren des rechten Armes. — Zurückdrehen auf das rechte Parietale bewirkt tonische Beugung des linken Beines.

27. Januar. Ausführung des Balkenstiches, wobei 15 ccm Flüssigkeit entfernt werden (Prof. Laméris).

2. Februar. Wenn man das Kind auf den Rücken legt, so wird der Kopf spontan nach rechts gedreht und gewendet. Danach geht der linke Arm in Supination; daran schliesst sich Beugung und Beugetonus im Ellbogen und Beugung der Finger an. Drehen des Kopfes nach links bewirkt Hemmung des Beugetonus im linken Arm, tonische Streckung im linken Ellbogen, während der rechte Ellbogen zugleich tonisch gebeugt wird.

Vom 8. Februar an werden die Reaktionen der Glieder auf Kopfdrehen inkonstant. Das Kind wird am 14. Juni von den Eltern nach Hause geholt und stirbt am 25. November. Keine Sektion.

Zusammenfassung: Es handelt sich um ein Kind mit einem hochgradigen (sekundären?) Hydrocephalus, bei dem die Tätigkeit des Grosshirnes so gut wie vollständig ausgeschaltet ist. Drehen des Kopfes mit dem Gesicht nach links veranlasst kräftige tonische Streckung des linken Armes und Beines, am stärksten ausgesprochen im linken Ellbogen. Manchmal (nicht immer) lässt sich gleichzeitig eine Beugung des rechten Armes nachweisen. Die Reaktion dauert auch bei einer 5 Minuten fortgesetzten Prüfung so lange, als der

Kopf in dieser Stellung gelassen wird; beim Zurückdrehen des Kopfes hört der Strecktonus auf der linken Seite sofort auf. Dieser Reflex wird in der Hauptsache jedenfalls vom Halse aus ausgelöst, denn er tritt unabhängig von der Lage des Kopfes im Raume auf und erfolgt jedesmal, wenn die Stellung des Kopfes gegen den Rumpf oder die Stellung des Rumpfes gegen den Kopf in der angegebenen Richtung geändert wird. Die Reaktion gehorcht der Regel für die Halsdrehreflexe, wonach immer das „Kieferbein" bzw. der „Kieferarm" Zunahme des Strecktonus aufweisen müssen. Sehr deutlich war in diesem Falle die auch in den Tierversuchen gefundene Erscheinung zu sehen, dass Hemmung des Strecktonus häufig mit dem Auftreten eines aktiven Beugetonus gepaart geht.

Während sich also die Halsreflexe mit voller Sicherheit in diesem Falle nachweisen liessen, ist es nicht völlig gewiss, ob auch Labyrinthreflexe auf die Gliedmaassen vorhanden waren. Labyrinthreflexe auf die Augen waren vorhanden, und da beim Aufrichten des Rumpfes und Kopfes Strecktonus beider Beine auftrat, und da bei Umlegen des Rumpfes und Kopfes auf die linke Seite einmal Streckung beider Arme und einmal beider Beine auftrat, so ist, da bei diesen Bewegungen eine Änderung der Stellung des Kopfes gegen den Rumpf nach Möglichkeit vermieden wurde, es immerhin wahrscheinlich, dass es sich dabei um tonische Labyrinthreflexe auf die Extremitäten handelt. Da aber der Kopf bei dem Kinde ausserordentlich schwer und umfangreich war, lässt sich nicht mit absoluter Sicherheit behaupten, dass diese Absicht auch gelungen ist.

Nach der Ausführung des Balkenstiches und beim weiteren Fortschreiten der Grundkrankheit wurden die Reaktionen der Glieder dann unregelmässig und erloschen schliesslich ganz.

Fall II.

(Neurologische Klinik von Prof. Heilbronner, Chirurgische Klinik von Prof. Lameris.)

J. D. v. d. B., Junge von beinahe 3 Jahren. Aufgenommen 27. Oktober 1910.

Klinische Diagnose: Tumor cerebelli? Hydrocephalus.

Anamnese: Wurde normal geboren. Lernte normal laufen und begann zu sprechen. Erkrankte im Anfang Februar mit Erbrechen, Verschlechterung des Laufens, wurde wieder unreinlich. Danach spastische Parese der Beine und Zunahme des Kopfumfanges.

27. Oktober. Hochgradiger Hydrocephalus (Umfang 55,1 ccm). Läuft sehr schlecht und ataktisch. Muss beim Laufen gestützt werden, da er sonst in die

Knie sinkt oder nach verschiedenen Richtungen umfällt. Kniereflexe gesteigert. Ataktische, stossende Willkürbewegungen der Arme. Intellekt gering. Beiderseits atrophische Stauungspapille. Ausspritzen der Ohren mit kaltem Wasser führt zu den charakteristischen Nystagmusbewegungen der Augen.

3. November. Rückenlage. Strecktonus beider Knie, beim Aufheben der Oberschenkel werden die Unterschenkel steif in der Luft gehalten. Bei passiven Bewegungen fällt der Unterschenkel herunter und wird dann mehrmals wieder aktiv gestreckt.

Verhalten des rechten Beines: Bei passiven Bewegungen im Knie fühlt man sehr geringen Widerstand der Flexoren, stärkeren der Extensoren. Der Strecktonus bleibt auch bei abgelenkter Aufmerksamkeit bestehen und ist deutlich plastisch. Bei schneller forcierter Beugung wird der Quadriceps schlaff; der Tonus kommt dann langsam wieder zurück. Bei passiver langsamer Bewegung aus dem Beugestand in den Streckstand kann man den Unterschenkel in jeder beliebigen Höhe „einschnappen" lassen, worauf der Unterschenkel in dieser Stellung durch die Streckmuskeln in der Luft ruhig weiter gehalten wird. Man hat dabei genau dasselbe „Einschnappgefühl", wie wenn man diesen Versuch an der dezerebrierten Katze macht. Reiben der Fusssohle verursacht direkten Beugereflex der drei grossen Gelenke, wobei der Quadriceps sofort erschlafft. Reiben der kontralateralen Fusssohle bewirkt kein Ansteigen des Quadriceps-Tonus. — In Bauchlage, wobei der Unterschenkel über den Bettrand ragt, sieht man keine Zeichen für einen Tonus der Unterschenkelbeuger; das gebeugte Bein fällt passiv nach unten. Bei aktiven Armbewegungen sieht man deutliche Zunahme des Quadriceps-Tonus beiderseits. — Druck auf den Fussballen führt zu Fussklonus. Dieser wird durch Reiben an der Sohle sofort gehemmt, und der Beugereflex tritt auf. Das Aufhören des Fussklonus erfolgt aber vor der Beugung, ist also nicht mechanisch bedingt. — Forcierte Beugung des rechten tonisch gestreckten Knies bewirkt schwache, aber deutliche Streckung des linken Beines, besonders der Hüfte (inkonstant). Manchmal kann bei diesen Prüfungen der Quadriceps auch ganz schlaff sein. Bei aktiven Bewegungen besonders des rechten Armes wird das rechte Bein gestreckt mit Zunahme des Quadriceps-Tonus. Wie man sieht, lassen sich in diesem Falle von Hydrocephalus eine ganze Reihe von Reaktionen an den Beinen nachweisen, welche durch die Untersuchungen von Sherrington beim dezerebrierten Tiere gefunden worden sind.

Wird der rechte Oberschenkel unterstützt, so dass man die Bewegungen des Unterschenkels sehen kann, so bewirkt Drehen des Kopfes mit dem Gesichte nach links eine Abnahme des rechtsseitigen Quadriceps-Tonus (Schädelbein). Drehen des Kopfes mit dem Gesichte nach rechts bewirkt Zunahme des rechtsseitigen Quadriceps-Tonus (Kieferbein), beides mit auffallend langer Latenz. Ausserdem bewirkt, wenn die Beine ruhig auf der Unterlage aufliegen, Drehen des Gesichtes nach rechts Adduktion des rechten Oberschenkels und Drehen nach links Adduktion des linken Oberschenkels.

4. November. Ausführung des Balkenstiches, wobei sich 75 ccm Flüssigkeit unter Druck entleeren.

Zusammenfassung: Bei einem Kinde mit hochgradigem Hydrocephalus besteht spastische Parese beider Beine. Besonders das rechte Bein zeigt deutlichen Extensortonus und plastischen Tonus des Quadriceps. Bei Kopfdrehen wird der Quadriceps-Tonus des rechten Beines, wenn es Kieferbein ist, gesteigert, wenn es Schädelbein ist, gehemmt. Ausserdem erfolgt bei Kopfdrehen Adduktionsbewegung im Kieferbein. Nach dem Ergebnis der Tierversuche und den Beobachtungen an Fall I ist anzunehmen, dass es sich in diesem Falle um Halsreflexe handelt.

Fall III.

(Neurologische Klinik von Prof. Winkler im Binnengasthuis zu Amsterdam.)

G. B., 69jähriger pensionierter Polizist.

Klinische Diagnose: Rechtsseitige Apoplexie mit Durchbruch in die Ventrikel.

Aufgenommen 27. Juni 1910. — Gestorben 29. Juni 1910.

Patient wurde des Morgens bewusstlos auf der Erde liegend gefunden und in die Klinik gebracht. Er liegt dort in tiefem Koma. Trachealatmen 24—28 per Minute. Puls sehr gespannt, 72—78. Gesicht kongestioniert. Pupillen maximal verengt, reagieren nicht auf Licht. Zeitweise treten konjugierte Augenbewegungen nach beiden Seiten auf. Kieferklemme. Durch Stich in die Wangen ist beiderseits kein Facialisreflex auszulösen. Rigidität der Nackenmuskeln. Alle vier Extremitäten sind steif. Die beiden Arme sind gegen den Thorax adduziert, die Ellbogen gebeugt, der Daumen in die Hand eingeschlagen. Die Steifheit ist rechts viel stärker als links. Die Reflexe an den Armen sind gesteigert. Auf Kneifen des Handrückens wird die Hand zurückgezogen. Bauchreflexe erloschen. Beide Beine sind stark adduziert, man kann sie kaum auseinander bringen. Die Knie sind leicht gebeugt. Knie- und Achillesreflex sehr stark. Babinski's und Oppenheim's Phänomen vorhanden. An beiden Beinen ist sowohl von der Fusssohle wie von der Innenseite des Unter- und Oberschenkels ein deutlicher Beugereflex, manchmal einseitig, manchmal doppelseitig, auszulösen. Rechts ist die Reaktion stärker.

Der Mann liegt in halbsitzender Stellung im Bett; der Rücken wird durch Kissen gestützt. Bei Bewegung des Kopfes nach links, wobei die linke Wange auf die linke Schulter gelegt wird (Kombination von Drehen und Wenden), treten in beiden Armen Bewegungen auf: Die Oberarme werden gehoben und gestreckt, die Ellbogen bleiben gebeugt, und die Finger nehmen Schreibstellung an. Diese Reaktion ist rechts stärker als links, erfolgt aber in beiden Armen ganz gleichsinnig. Genau dieselbe Bewegung wird ausgeführt auf Bewegung des Kopfes nach der rechten Schulter.

Nach einem Aderlass wurde die Starre des linken Armes geringer; rechts nimmt die Rigidität weiter zu. Ehe wir uns brieflich zwischen Amsterdam und Utrecht über die weitere Untersuchung des Patienten auf Hals- und Labyrinthreflexe in Verbindung setzen konnten, starb der Patient.

Sektion: Cerebellum beiderseits unter der Pia mit Blut bedeckt. Beim Aufheben des Kleinhirns kommt Blut zwischen diesem und dem Grosshirn zum Vorschein. Enorme Blutung in die rechte Hemisphäre, durch welche die rechten Stammganglien und Centrum semi-ovale vollständig zertrümmert sind. Die Blutung ist in die Seitenventrikel und den 3. Ventrikel durchgebrochen. Auch im Aquädukt ist Blut. Ausserdem findet sich eine kleine Blutung in der Haube unterhalb der vorderen Vierhügel.

Zusammenfassung: Nach einer rechtsseitigen Apoplexie mit Durchbruch in die Ventrikel entwickelt sich ein tiefes Koma mit Rigidität des Kiefers, Nackens und der Extremitäten ganz analog der experimentellen Enthirnungsstarre. Bewegen des Kopfes nach der linken Schulter (eine Kombination von Drehen und Wenden) veranlasst keine gegensinnigen Reaktionen beider Arme, diese führen vielmehr gleichsinnige Bewegungen aus, bei denen die Oberarme im Schultergelenk gehoben werden. Genau dieselbe Reaktion erfolgt, wenn der Kopf nach der rechten Schulter bewegt wird. Da in diesem Falle auf Drehen und Wenden des Kopfes die Arme gleichsinnig reagierten, so wird es sich vermutlich (nach Analogie der Tierversuche) nicht um Hals-, sondern um Labyrinthreflexe gehandelt haben. Leider erfolgte der Tod des Patienten so schnell, dass der exakte Beweis hierfür nicht geliefert werden konnte.

Fall IV.

(Geburtshilfliche Klinik, Prof. Kouwer).

M. v. B., neugebornes Mädchen.

Klinische Diagnose: Zerebrale Blutungen infolge künstlicher Geburt. Gewicht 3500 g.

Geboren 11. September 1911. Placenta prävia, Nabelschnurvorfall, kombinierte Wendung nach Braxton Hicks, leichte Extraktion. Es dauerte danaeh noch 3/4 Stunden, bis es gut zu atmen begann. Danach fehlen die Schluck- und Saugreflexe, das Kind wird mit der Sonde dureh die Nase gefüttert. Ausgesprochener Strecktonus aller vier Extremitäten mit sehr auffallendem Zittern. Zeitweise werden mit den Armen alternierende Streck- und Beugebewegungen ausgeführt; auch diese sind z. T. zitternd. Es besteht Kieferklemme.

20. September 1911. — Rückenlage. Fig. 18 *a* zeigt das Kind von oben photographiert; man sieht die Streckung der Glieder; besonders ist der Streckstand der Beine für einen Neugeborenen ganz abnorm. Alle vier Gliedmassen setzen der passiven Beugung einen deutlichen Widerstand entgegen (Strecktonus). Wird der Kopf mit dem Gesichte nach links gedreht (Fig. 18 *b* zeigt das Kind von der Seite, 18 *c* mehr von oben photographiert), so wird der linke Arm stärker gestreckt und ganz steif gehalten, (Kieferarm); der rechte Arm (Schädelarm) geht in Beugestellung, besonders im Ellbogen; der Strecktonus (Wiederstand



Fig. 18 *a*.

gegen passive Beugung) schwindet, statt dessen tritt starker Beugetonus auf, und schliesslich wird die rechte Hand bis hinter das rechte Ohr geführt. Das linke



Fig. 18 *b*.

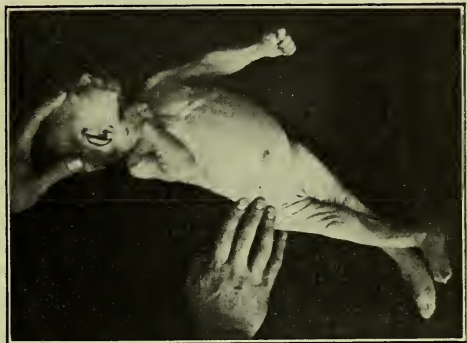


Fig. 18 *c*.

Bein (Kieferbein) bleibt gestreckt, das rechte (Schädel-) Bein wird in Hüfte und Knie (Fig. 18 *b*) und im Fussgelenk (Fig. 18 *c*) leicht gebeugt. Die Reaktion ist



Fig. 18 *d*.

tonisch und dauert so lange an, wie der Kopf nach links gedreht bleibt. Zurückdrehen in Mittelstellung lässt die Glieder wieder die Ausgangsstellung annehmen.

Wird der Kopf nach rechts gedreht (Fig. 18 *d*, von oben photographiert), so ändert sich an den Beinen wenig, am linken Arm nimmt der Strecktonus ab, statt dessen tritt Beugetonus (Widerstand gegen Streckung) auf, der Arm geht in Beugestellung (Schädelarm), während der rechte Arm (Kieferarm) tonisch gestreckt wird. Die Reaktion auf Rechtsdrehen des Kopfes ist schwächer als die auf Linksdrehen.

Der Erfolg des Kopfdrehens ist genau der gleiche, wenn sich das Kind in rechter Seitenlage oder in Hängelage mit Kopf unten befindet. Fig. 18 *e* zeigt das Kind in letzterer Stellung; man sieht, dass das Gesicht nach rechts gedreht ist, und dass der rechte Arm in maximalen Streckstand geraten ist. Diese Reaktionen sind also unabhängig von der Stellung des Kopfes im Raume, sie sind keine Labyrinthreflexe, sondern werden durch veränderte Stellung des Kopfes zum Rumpfe ausgelöst, sie sind Halsreflexe. Auch in diesem Falle gehorchen sie der im Tierversuch gefundenen Regel, dass die Schädelbeine Abnahme und die Kieferbeine Zunahme des Strecktonus zeigen.



Fig. 18 *e*.

Wird das Kind mit geradestehendem Kopfe im Bette aufgesetzt, so dass die Wirbelsäule senkrecht steht und der Kopf sich oben befindet, so sind beide Arme gebeugt und führen Bewegungen aus. Legt man jetzt das Kind hintenüber auf die Unterlage, ohne die Stellung des Kopfes zum Rumpfe zu ändern, bis der Rücken horizontal liegt, so fahren die Arme auseinander, die Oberarme werden abduziert, die Ellbogen gestreckt und manchmal auch die Finger gespreizt. Die Reaktion hat anfangs tonischen Charakter, geht aber nach kurzer Zeit vorüber. Genau dieselbe Bewegung tritt auf, wenn der Rumpf des Kindes horizontal liegen bleibt und der anfangs stark ventralflektierte Kopf (Kinn auf der Brust) dorsalwärts flektiert wird. Diese Reaktion ist also unabhängig von der Veränderung der Stellung des Kopfes gegen den Rumpf und wird ausgelöst durch Veränderung der Stellung des Kopfes im Raume; mit anderen Worten, es handelt sich um einen Labyrinthreflex, an dem sich beide Arme gleichsinnig beteiligen. — Bei Drehen des Kopfes auf die Seite bleiben die Augen zurück und stellen sich dann mit einigen Nystagmusbewegungen wieder in die Mittelstellung ein. Also sind die Labyrinthreflexe auf die Augen bei diesem Kinde ebenfalls vorhanden.

27. September 1911. Beine sind nicht mehr tonisch gestreckt, werden in normaler Säuglingsstellung gehalten. Schlucken geht besser. Keine Zitterbewegungen der Arme mehr. Kopfdrehen nach links bewirkt Streckung und Strecktonus (kein Beugetonus) des linken (Kiefer-)Armes, und Beugung und

Beugetonus (kein Strecktonus) des rechten (Schädel-)Armes. Bei Drehen des Kopfes nach rechts keine deutliche Reaktion.

11. Oktober 1911. Beine werden normal gehalten. Noch starke Kieferklemme, der Mund wird aber beim Schreien geöffnet. Schluckt. Arme zittern nicht. Beim Aufsitzen und Zurücklegen Ausfahren mit den Armen, wie am 20. September, von tonischem Charakter. Beim Kopfdrehen nach links Streckung und Strecktonus des linken Armes (kein Beugetonus) und Beugung und Beugetonus (kein Strecktonus) des rechten Armes, besonders im Ellbogen. Beim Kopfdrehen nach rechts keine typische Reaktion.

8. November 1911. Beine wieder tonisch gestreckt. Rückenlage: Kopfdrehen nach links bewirkt Streckung und Strecktonus (kein Beugetonus) des linken Armes und Beugung und Beugetonus (kein Strecktonus) des rechten Armes. Die Beine zeigen dieselbe Reaktion wie die gleichseitigen Arme, besonders im Knie- und Fussgelenk. Kopfdrehen nach rechts veranlasst genau die umgekehrte Reaktion der Arme, wie Drehen nach links. Die Beine bleiben aber hierbei unbeeinflusst. Starke Labyrinth-Augenreflexe. Beim Zurücklegen des Kindes aus der sitzenden in die liegende Stellung, oder beim Zurücklegen des ventralgebeugten Kopfes allein erfolgt starkes Ausfahren der Arme nach aussen und Streckung im Ellbogen von tonischem Charakter.

Der Zustand des Kindes verschlechterte sich allmählich. Die Reaktionen auf Kopfdrehen und auf Zurücklegen des Kopfes bleiben aber in typischer Weise bestehen.

Exitus am 20. Dezember 1911. Nach dem Tode Lumbalpunktion, wobei sich 20 ccm Flüssigkeit unter Druck entleeren. Einspritzung von Formol in den Lumbalsack.

Sektion: Beide Seitenventrikel stark erweitert. Beiderseits Erweichungsherde in der Linsenkerngegend, in deren Abstrich sich mikroskopisch Körnchenzellen nachweisen lassen. In den Herden liegen Flecken, die wie alte Blutungen aussehen. Hirn zur mikroskopischen Untersuchung konserviert.

Ergänzende Beobachtungen zu Fall IV.

Bei 26 normalen Kindern im Alter von wenigen Stunden bis zu 3½ Monaten wurde untersucht, ob sich bei ihnen die Reflexe auf Kopfbewegungen nachweisen lassen, welche bei dem Kinde (Fall IV) so typisch wirksam gewesen waren. Einige dieser Kinder wurden mehrmals untersucht. Es stellte sich heraus, dass bei keinem von diesen Kindern auf Kopfdrehen tonische Reflexe der Glieder auftraten. Diese Halsreflexe lassen sich also nur unter pathologischen Bedingungen nachweisen. Dagegen ergab sich mit grosser Konstanz, dass der Labyrinthreflex bei Zurücklegen des Kindes aus der sitzenden in die liegende Stellung oder auf Zurücklegen des stark ventral gebeugten Kopfes bei normalen Säuglingen in den ersten Lebenswochen vorhanden ist. Unter 26 Kindern wurde dieser Reflex nur dreimal vermisst. Zwei von diesen Kindern (von 24 Tagen und von 3½ Monaten) führten so lebhafte Bewegungen mit ihren Gliedern aus, dass eine exakte Prüfung nicht möglich war; das dritte war ein frühgeborenes Couvösenkind, das später der Beobachtung entzogen wurde

Bei einer weiteren Frühgeburt im 7.—8. Schwangerschaftsmonat waren nach der Geburt keine Labyrinthreflexe auf die Augen und auf die Extremitäten auszulösen. Nach 6 Tagen blieben die Augen beim Kopfdrehen zurück (Labyrinth-Augenreflex), während die Extremitäten auf Zurücklegen aus dem Sitzen zum Liegen noch nicht reagierten. Nach 20 Tagen war auch dieser letztere Reflex nachzuweisen, und zwar sowohl wenn man das ganze Kind ohne Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe aus der vertikalen in die horizontale Lage brachte, oder wenn man diese Bewegung bei unbewegtem Rumpfe allein mit dem Kopfe ausführte.

Die Bewegung war in diesen normalen Fällen der sehr ähnlich, wie sie in Fall IV beobachtet werden konnte: Abduktion der Oberarme, Streckung der Ellbogen, Spreizung der Finger, haufig alles dieses zusammen, seltener nur in einem dieser Gelenke; aber stets war es eine symmetrische Bewegung in beiden Armen. In einer Reihe von Fällen wurden auch die Beine mitbewegt und zwar gestreckt. Bei allen den untersuchten normalen Kindern waren aber diese Bewegungen rascher und von kürzerer Dauer, also weniger tonisch als in dem oben geschilderten pathologischen Falle.

Zusammenfassung: Bei einem neugeborenen Kinde mit beiderseitigen Blutungen, später Erweichungsherden in den Linsenkerngegenden kommt es zu spastischen Erscheinungen an den Gliedmaassen, Störungen des Schluckens und anderen zerebralen Symptomen. Das Kind zeigt ausgesprochene Halsreflexe auf Kopfdrehen, wobei Kieferarm und Kieferbein starken Strecktonus bekommen, während im Schädelarm und Schädelbein der Strecktonus gehemmt wird und dafür Beugetonus auftritt. Die Reaktion erfolgt unabhängig von der Lage des Kopfes im Raume und wird ausgelöst durch die betreffende Änderung der Stellung des Kopfes gegen den Rumpf. Bei zahlreichen normalen Neugeborenen wurden diese Reflexe niemals gefunden.

Ausserdem zeigte dieses Kind Labyrinthreflexe, wenn der Kopf aus der vertikalen in die horizontale Stellung gebracht wurde. Dabei war es einerlei, ob der Kopf dabei seine Stellung zum Rumpfe änderte oder nicht. Die Reaktion besteht in einem Auseinanderfahren mit beiden Armen, welche im Schultergelenk abduziert, im Ellbogen gestreckt werden, wobei häufig auch ein Spreizen der Finger erfolgt. Die Bewegung hatte tonischen Charakter, ging aber nach einiger Zeit vorüber. Bei 23 von 26 normalen Säuglingen war dieser Labyrinthreflex auf die Glieder ebenfalls vorhanden, bei einigen von diesen beteiligten sich auch die Beine daran. Bei den normalen Kindern handelte es sich aber stets um raschere Bewegungen von kürzerer Dauer. Es sind also beim Säugling typische

Reflexe von den Labyrinthen auf die Gliedmaassen nachweisbar, bis zu einem Entwicklungsstadium, in welchem die Willkürbewegungen so lebhafte und vielseitige werden, dass sich die Prüfung nicht mehr einwandfrei ausführen lässt. Bei Frühgeburten können diese Reaktionen in der ersten Zeit fehlen.

In dem untersuchten pathologischen Falle ist es von Wichtigkeit, dass sich bei ihm sichere Labyrinth- und sichere Halsreflexe auf die Glieder zu gleicher Zeit nachweisen liessen.

Fall V.

(Städt. Krankenhaus Utrecht. Direktor: Dr. Boscha.)

M. G. Kind von 9 Monaten, hustet seit vielen Wochen, seit 3 Wochen grüne stinkende Stühle, seit einigen Tagen Erbrechen, seit 20. Dezember 1911 Krämpfe. Aufgenommen 25. Dezember 1911. — Gestorben 30. Dezember 1911.

Bei seiner Aufnahme war das Kind bleich und komatös. Die grosse Fontanelle weit offen, keine Nackenstarre, reaktionslose Pupillen, Drohreflex fehlt. Choreatische Bewegungen der Hände, Sehnenreflexe normal. Bronchopneumonie des rechten Unterlappens. Enteritis.

27. Dezember. Arme dauernd in Streckstellung mit geballten Fäusten, Beine schlaff. Kopf wird nach links gedreht gehalten.

Am 28. Dezember hatte das Koma zugenommen. Keine Nackenstarre, Schlucken schlecht. Pupillen reagieren nicht. Das Kind reagiert nicht auf die vorgehaltene bewegte Uhr. Auf starkes Händeklappen treten geringe Fingerbewegungen auf (?).

Das Kind liegt auf dem Rücken, die Arme zeigen starken Strecktonus, die Oberarme liegen rechtwinklig zum Thorax auf der Unterlage. Das rechte Bein ist ziemlich steif extendiert, das linke hat geringeren Strecktonus. Wie der Abteilungsassistent, Herr van Lidth de Jeude zuerst feststellte, führte Kopfdrehen zu den gleichen Reaktionen der Glieder, wie sie am dezerebrierten Tiere eintreten. Der Kieferarm bekam starken Strecktonus, das Kieferbein deutlichen Strecktonus (kein Beugetonus). Am Schädelarm verschwand der Strecktonus, und es trat Beugetonus auf; der Ellbogen wurde gebeugt und die Hand gegen den Hinterkopf geführt, ohne denselben zu erreichen. Am Schädelbein wurde der Strecktonus gehemmt. Es trat vorübergehender Beugetonus des Knies auf, der Fuss wurde gebeugt. Die Reaktion war bei Rechtsdrehen des Kopfes stärker als bei Linksdrehen. — Wird das ganze Kind ohne Veränderung der Stellung des Kopfes zum Rumpf in Seitenlage gebracht, so tritt keine Reaktion auf. Es handelt sich also um typische Halsreflexe.

Beim Drehen des Kopfes treten starke Labyrinthreaktionen der Augen auf.

Wird das Kind im Bette aufgesetzt, so dass die Wirbelsäule vertikal ist, so werden beide Arme nach vorne bewegt, bis sie horizontal und parallel stehen. Danach fallen sie langsam, der Schwere folgend wieder herab. Wenn man darauf das Kind wieder hintenüber legt, dass der Rücken horizontal liegt, so erfolgt

dieselbe Reaktion wie in Fall IV. Die Arme fahren nach beiden Seiten auseinander, werden abduziert, bis sie rechtwinklig zum Thorax stehen, und die Ellbogen werden gestreckt. Der Tonus nimmt danach allmählich wieder ab, scheint aber doch anzudauern, so dass dadurch die charakteristische Lage im Bett zustande kommt, bei der die Oberarme rechtwinklig zum Thorax auf der Unterlage aufliegen (s. o.). — Genau dieselbe Reaktion erfolgt auch, wenn die Lage des Rumpfes ungeändert bleibt und allein der Kopf aus der vertikalen in die horizontale Stellung gebracht wird. Es handelt sich also, wie in Fall IV, um Labyrinthreflexe.

29. Dezember 1911. — Allgemeinzustand verschlechtert. Cyanose. Trismus. Bei Rückenlage sind die Arme nicht mehr seitlich abduziert und gestreckt, sondern im Ellbogen gebeugt. Auf Kopfdrehen erfolgt nur noch undeutliche Reaktion der Arme. Dagegen sind die Veränderungen in den Beinen sehr deutlich. Das Schädelbein wird gebeugt, das Kieferbein zeigt erst eine sehr geringe, schnelle Beugung, besonders im Fuss, danach eine starke tonische Streckung. Dieser Strecktonus erlischt, sobald mit dem Zurückdrehen des Kopfes begonnen wird.

Aufsetzen des Kindes im Bette führt nicht zu konstanten Bewegungen, Rücküberlegen bewirkt ausfahrende seitliche Bewegung beider Oberarme, die aber bald vorübergeht, d. h. nicht so tonisch ist wie am Tage zuvor.

Passive Streckung des einen Beines führt zu Beugung des anderen.

Die Labyrinth-Augenreflexe sind deutlich. Weite reaktionslose Pupillen, R. $\rangle$ L.

Das Kind starb am folgenden Tage.

Sektion: Doppelseitige Bronchopneumonie. Nach Fortnahme des 11. und 12. Brustwirbelkörpers und Eröffnung der Dura kommt dicker Eiter zum Vorschein und strömt bei Beugen der Wirbelsäule reichlich hervor. —

Bakteriologisch: Streptococcen. Gehirnsektion durfte nicht ausgeführt werden.

Zusammenfassung: Ein Kind bekam im Anschluss an eine Pneumonie eitrige Meningitis mit Strecktonus aller vier Glieder. Dabei traten die typischen Halsreflexe auf: Kopfdrehen bewirkt Streckung des Kieferarmes und Kieferbeines; im Schädelarm und Schädelbein kommt es zu Hemmung des Strecktonus und zu deutlichem Beugetonus. Dieser Zustand dauert an, solange als der Kopf in der gedrehten Lage gehalten wird. Die Reaktion ist unabhängig von der Lage des Kopfes im Raume und hängt ab von der Veränderung der Stellung des Kopfes zum Rumpf.

Ausserdem lassen sich dieselben Labyrinthreflexe nachweisen wie bei Fall IV. Wird der Kopf aus der vertikalen in die horizontale Lage gebracht, so kommt es zur Abduktion und Streckung der Arme. Dabei ist es einerlei, ob sich der Rumpf an dieser Bewegung beteiligt oder seine Lage nicht ändert. Labyrinth-Augen-Reflexe waren ebenfalls stark ausgeprägt.

Der tonische Charakter der Labyrinth-Arm-Reflexe war am 28. Dezember stärker ausgeprägt, als es jemals bei Fall IV zu sehen war.

Die fünf beschriebenen Fälle haben das Gemeinsame, dass bei ihnen durch einen krankhaften Prozess die Funktion des Grosshirnes beeinträchtigt oder aufgehoben war. Es scheint, dass es nur auf diese Ausschaltung des Grosshirnes ankommt, und dass die Art des zugrunde liegenden Krankheitsprozesses keine entscheidende Rolle spielt. Es handelt sich um zwei Hydrozephali, um eine Apoplexie mit Durchbruch der Blutung in die Hirnventrikel, um einen Fall mit symmetrischen Herden in der Linsenkerngegend und um eine eitrige Meningitis. Bei allen fünf Patienten liessen sich tonische Reaktionen der Gliedmaassen durch Veränderung der Kopfstellung hervorrufen. In vier von diesen Fällen liess sich die Anwesenheit von Halsreflexen auf Kopfdrehen beweisen. Dieselben gehorchen denselben Regeln, wie sie beim dezerebrierten Tiere gefunden wurden. Arm und Bein derjenigen Seite, nach welcher das Gesicht gedreht wird, erfahren eine Zunahme des Strecktonus, Arm und Bein der anderen Seite werden gebeugt, wobei gleichzeitig der Strecktonus gehemmt wird. Es kann unserer Meinung nach keinem Zweifel unterliegen, dass es sich hierbei um prinzipiell die gleichen Reflexe handelt, als wie sie am dezerebrierten Tiere gefunden wurden.

Weniger übersichtlich liegen die Verhältnisse für die Beurteilung der Labyrinthreflexe. Solche konnten in Fall 3 nur vermutungsweise angenommen werden, weil auf Drehen und Wenden des Kopfes beide Arme gleichsinnige Bewegungen ausführten. In Fall 1 wurde auf Labyrinthreflexe geschlossen, weil bei Lageänderungen des ganzen Kindes unter möglichster (?) Vermeidung von Änderungen der Stellung des Kopfes zum Rumpf gleichsinnige Tonusänderungen der Glieder erfolgten. Beide Beobachtungen zusammengenommen, lassen die Anwesenheit tonischer Labyrinthreflexe auch beim Menschen als wahrscheinlich erscheinen.

In Fall 4 und 5 sowie bei zahlreichen normalen Säuglingen liess sich zeigen, dass von den Labyrinthen aus, oder genauer gesagt, durch Veränderung der Stellung des Kopfes im Raume eine charakteristische Bewegung der Arme, manchmal auch der Beine ausgelöst werden kann. Die Reaktion war bei den normalen Säug-

lingen kurz vorübergehend, bei Fall 4 allerdings tonisch, klang aber doch schnell ab, und war nur bei Fall 5 von längerer Dauer. Es ist also nicht ohne weiteres zu sagen, ob dieser Reflex in Parallele gesetzt werden kann zu den Dauerbeeinflussungen, welche der Gliedertonus bei dezerebrierten Tieren durch die Labyrinthe erfährt. Hier müssen weitere klinische Beobachtungen Aufklärung bringen. Bisher ist nur der sichere Nachweis gelungen, dass beim normalen Säugling Reflexe vom Labyrinth auf die Glieder bestehen, und dass unter pathologischen Bedingungen diese Reaktionen tonischen Charakter bekommen können.

Sehr deutlich liess sich bei den Beobachtungen am Menschen erkennen, dass (beim Auslösen der Halsreflexe) Zunahme des Strecktonus einhergeht mit Hemmung der Beuger und Zunahme des Beugetonus mit Hemmung der Strecker. Es werden hierdurch die beim Tiere (s. o. S. 480) gemachten Erfahrungen in wünschenswerter Weise bestätigt.

Zum Schluss dieses Abschnittes richten wir an die klinischen Kollegen die Bitte, diesen Reaktionen in Zukunft ihre Aufmerksamkeit zu schenken und sie näher zu untersuchen. Wenn es uns in relativ kurzer Zeit gelungen ist, ohne eigene Klinik fünf einschlägige Fälle zu sammeln, so kann es sich nicht um seltene Vorkommnisse handeln. Zur Untersuchung eignen sich, bis eingehendere Erfahrungen vorliegen, nur solche Fälle, bei denen die Grosshirnfunktion so weit ausgeschaltet ist, dass keine Willkürbewegungen die Beobachtung stören. Zunächst wäre zu entscheiden, ob ausser den oben nachgewiesenen Halsreflexen auf Kopfdrehen auch solche auf Wenden und auf Ventral- und Dorsalbeugen des Kopfes aufzufinden sind. Danach wäre zu untersuchen, ob Reflexe von den Labyrinthen sich finden lassen, ob sie tonischen Charakter haben, ob es Reflexe der Lage sind, ob es eine oder mehrere Stellungen des Kopfes im Raume gibt, bei der der Gliedertonus maximal, und andere, bei der er minimal ist. Schliesslich müsste festgestellt werden, ob und in welcher Weise sich beim Menschen Hals- und Labyrinthreflexe superponieren. Erst wenn diese Tatsachen bekannt sind, kann die Frage gestellt und beantwortet werden, welche Bedeutung diese Reflexe für Stellung und Bewegung des Menschen haben, und ob sie überhaupt eine normale Funktion darstellen, oder ob es sich bei ihnen um Reflexe handelt, welche einer phylogenetisch tieferen Stufe entsprechen und nur unter pathologischen Umständen frei geworden sind. Letzteres scheint uns allerdings vorläufig unwahrscheinlich. Aber es müssen doch beim Menschen die Verhältnisse schon deshalb andere sein als bei den bisher untersuchten Tieren, weil bei ihm die Arme sich nicht so beim Stehen und der „Stellung“ beteiligen.

Für die Untersuchungsmethodik sei auf die Krankengeschichten dieses Abschnittes und auf Abschnitt X (S. 514) verwiesen, in welchem angegeben ist, wie man Hals- und Labyrinthreflexe auseinanderhalten kann.

XIII. Schluss.

Die in der Einleitung aufgeworfene Frage, ob durch die Stellung des Kopfes ein Einfluss auf die Stellung und den Tonus der Gliedmaassen ausgeübt wird, konnte durch die geschilderten Versuche in bejahendem Sinne beantwortet werden. Bei dezerebrierten Hunden und Katzen lässt sich der Tonus der Extremitätenmuskeln durch Veränderung der Kopfstellung in gesetzmässiger Weise beeinflussen. Dadurch wird ein neuer Faktor bekannt, von dem der Muskeltonus abhängt.

Wie zuerst durch Brondgeest gezeigt wurde, sind die wichtigste Quelle des Tonus der Gliedermuskeln afferente Impulse, die von dem betreffenden Gliede selbst ausgehen. Sherrington[1]) hat besonders nachgewiesen, dass jeder Muskel in seinen eigenen afferenten „propriozeptiven“ Bahnen die Haupttonusquelle besitzt. Dass aber ausser diesen letzteren auch noch Impulse von der Haut einer Gliedmaasse deren Muskel tonisch beeinflussen können, lehren Versuche von Sherrington und auch eigene unveröffentlichte Beobachtungen. — Ein Bein, dessen sämtliche afferente Wurzeln durchtrennt sind, erschlafft gewöhnlich dauernd. Aber auch hier ist der Muskeltonus nicht völlig aufgehoben. Versuche von Sherrington[2]), eigene Beobachtungen über den Tonus des asensibelen Hinterbeines am Rückenmarkshund und vor allem auch die Erfahrungen Trendelenburgs'[3]) über den Flügeltonus der Taube nach Hinterwurzeldurchschneidung lehren, dass noch andere Tonusursprünge vorhanden sind. Zum Teil sind diese in den afferenten Bahnen der kontralateralen Extremität zu suchen (Tonus des asensibelen Hinterbeines am Hunde mit tiefer Rückenmarksdurchtrennung); zum Teil sind es sensibele Erregungen von anderen Körperregionen (Tonus in doppelseitig asensibelen Flügeln der Trendelenburg'schen Tauben). In den hier geschilderten Versuchen konnten die Beziehungen von zwei verschiedenen afferenten Systemen zum Gliedertonus untersucht werden, den sensibelen Nerven des Halses und dem Nervus octavus.

---

1) C. S. Sherrington, On plastic tonus and proprioceptive reflexes. Quart. Journ. of exper. physiol. vol. 2 p. 109. 1909.

2) C. S. Sherrington, Flexion reflex etc. Journ. of phys. vol. 40 p. 28. 1910.

3) W. Trendelenburg, Über die Bewegung der Vögel nach Durchschneidung hinterer Rückenmarkswurzeln. Arch. f. Physiol. 1906 S. 1.

In den Muskeln, Sehnen oder Gelenken des Halses werden bei bestimmten Stellungen desselben Dauererregungen ausgelöst, welche den Tonus der Extremitätenmuskeln in gesetzmässiger Weise beeinflussen. Drehen und Wenden lässt den Strecktonus an der einen Körperseite ansteigen, an der anderen absinken. Der Tonus der Beuger verhält sich dabei umgekehrt. Dorsal- und Ventralbeugen beeinflusst den Tonus der Vorder- und Hinterbeine im entgegengesetzten Sinne. Solange dieselbe Stellung eingehalten wird, solange dauert auch dieser Einfluss.

Ferner kann dadurch, dass man den Labyrinthen eine bestimmte Lage im Raume gibt, der Strecktonus der vier Extremitäten in einer bestimmten Höhe eingestellt werden. Auch hierbei ändert sich der Tonus der Beuger im entgegengesetzten Sinne. Der Einfluss der Labyrinthe dauert so lange, als der Kopf seine Stellung im Raume beibehält. Es handelt sich um exquisite Reflexe der Lage. Progressivbewegungen und Winkelbeschleunigungen in einer Horizontalebene sind nicht imstande, die hier geschilderten Reaktionen auszulösen.

Auch nach Ausschaltung der Labyrinthe tritt ein kräftiger Extensortonus bei dezerebrierten Tieren ein. Bei Anwesenheit der Labyrinthe aber kann man diesen Tonus durch Änderung der Lage des Kopfes im Raume nach Willkür zu- oder abnehmen lassen und dauernd in einer gewollten Höhe einstellen. Durch diese Feststellung wird die Ewald'sche Lehre vom Tonuslabyrinth [1]) bestätigt und zugleich erweitert.

Eine eingehendere Diskussion der grundlegenden Ewald'schen Versuche und Folgerungen soll erst später vorgenommen werden, wenn wir Versuche über den Einfluss der Labyrinthe auf den Tonus der Halsmuskeln mitgeteilt haben. Dieser Einfluss ist bekanntlich sehr gross (Ewald). Jede ein- oder doppelseitige Labyrinthexstirpation wirkt auf die Halsmuskeln und gewinnt dadurch einen indirekten Einfluss auf den Gliedertonus, der sich auf den direkten Labyrintheinfluss superponiert. Versuche, um diese beiden Faktoren auseinanderzuhalten, sind zurzeit im Gange.

Durch Superposition der Einflüsse von den Labyrinthen und dem Halse war es möglich, alle die komplizierten und auf den ersten Anschein schwer verständlichen Reaktionen der Glieder auf Änderung der Kopfstellung vollständig zu erklären. Zugleich liess sich durch die Kombination beider Einflüsse eine sehr grosse Mannigfaltigkeit

---

1) J. R. Ewald, Physiol. Untersuchungen über das Endorgan des N. octavus. Wiesbaden 1892.

von „Stellungen“ des Tieres nach Willkür hervorrufen. Es handelt sich also um Mechanismen, welche während des Lebens einer sehr vielseitigen Anwendung fähig sind.

Durch diese Reflexe kommt es zu einer sehr festen Verknüpfung zwischen dem Kopf und den Gliedern. Es ist bei der Schilderung der Einzelreaktionen schon wiederholt darauf hingewiesen worden, dass der Kopf „führt“, d. h. eine bestimmte Bewegung oder Stellung einleitet, und dass die Glieder dann in der richtigen Weise „folgen“ und dadurch dem Körper eine passende Stellung geben. Es fragt sich nun, ob tatsächlich Hund und Katze diese Reflexe auch während ihres normalen Lebens zu Bewegungen und Stellungen benutzen.

Es scheint dieses tatsächlich der Fall zu sein. Denn e r s t e n s sieht man normale Tiere beim freien Gehen und Stehen sehr häufig Kopfbewegungen ausführen, welche von denselben Stellungen und Tonusänderungen der Glieder gefolgt sind, wie sie an dezerebrierten Tieren im Experiment hervorgerufen werden können. Verschiedene solcher Reaktionen sind bereits bei der Schilderung der Einzelversuche erwähnt worden.

Wenn eine Katze oder ein Hund auf dem Boden steht und den Kopf senkt, um aus einer Schüssel zu trinken, so wird durch eine kombinierte Wirkung von den Labyrinthen und von den mittleren Halsgelenken der Tonus der Vorderbeinstrecker vermindert, und der Vorderkörper des Tieres nähert sich dem Boden, so dass die Schnauze die Schüssel erreicht. An den Hinterbeinen wirken sich Labyrinth- und Halsreflexe entgegen, so dass dort nur geringe Änderungen auftreten. Der Erfolg ist die bekannte Stellung, mit der das Tier trinkt. — Wenn das Tier von einem niedrigen Tisch ein Stück Fleisch nimmt, so hebt es den Kopf. Durch kombinierte Wirkung von den Labyrinthen und dem Halse werden die Vorderbeine tonisch gestreckt und dadurch der ganze Vorderkörper gehoben. Die Hinterbeine werden aus demselben Grunde wie vorhin weniger beeinflusst. Wenn aber die Halsbeugung eine sehr starke ist, so werden die Vorderbeine nur um so steifer gestreckt, die Hinterbeine sinken aber infolge der überwiegenden Halswirkung ein, und das Tier „sitzt“ mit hochaufgerichtetem Vorderkörper und Kopf da. — Wenn eine Katze unter einen Schrank kriechen will, so legt sie, ohne die Ebene der Mundspalte gegen die Horizontale zu neigen, den Kopf und den vorderen Teil des Halses platt auf den Boden. Dadurch wird in der Gegend des untersten Halswirbels die Wirbelsäule in ventraler Richtung gegen den Rumpf verschoben und der Vertebra-prominens-Reflex ausgelöst: die Vorderbeine werden stark, die Hinterbeine etwas weniger gebeugt, der Rumpf des Tieres kommt dadurch, besonders vorne, ebenfalls platt auf den Boden zu liegen, und das Tier kann unter den Schrank kriechen. — Wenn der Kopf nach rechts gewendet wird, so bekommt das rechte Vorderbein vermehrten Strecktonus und wird dadurch in den Stand gesetzt, die Last des Kopfes zu tragen. Infolge der Tonusverminderung

des linken Vorderbeines wird zugleich der Thorax nach links hinüber geschoben und dadurch eine bessere Verteilung der Körperlast auf die Beine veranlasst. — Inwiefern die Reaktionen auf Kopfdrehen bei den Rollbewegungen einseitig labyrinthloser Tiere mitspielen, wird in einer späteren Arbeit zu erörtern sein. — In Abschnitt IX dieser Arbeit sind noch andere Reaktionen dezerebrierter Tiere geschildert, welche man bei normalen wiederfindet.

Zweitens wird die Beteiligung der hier geschilderten Reflexe an den Bewegungen und Stellungen normaler Tiere dadurch über jeden Zweifel erhoben, dass es gelungen ist, ihre Anwesenheit auch bei Tieren mit unverletztem Grosshirn nachzuweisen. In einer folgenden Arbeit wird sich zeigen lassen, dass die Kopfdrehungen und Kopfwendungen, welche nach der einseitigen Labyrinthexstirpation auftreten, in genau der gleichen Weise auf den Gliedertonus wirken, wie es hier für dezerebrierte Tiere geschildert wurde. Für das Tier ist damit bewiesen, dass die Anwesenheit des Grosshirns das Zustandekommen der fraglichen Reflexe nicht verhindert.

Ob für den Menschen die Verhältnisse ähnlich liegen, ist eine noch offene Frage. Durch den aufrechten Gang haben die Arme eine andere Funktion bekommen, und es lässt sich noch nicht übersehen, ob die Reflexe, welche sich nach Ausschaltung des Grosshirnes auch beim Menschen gerade so nachweisen lassen wie am dezerebrierten Tier, bei intaktem Grosshirn in Tätigkeit treten. Der Säugling hat allerdings Reflexe von den Labyrinthen auf die Glieder. Es wird aber weiterer klinischer Erfahrungen bedürfen, bis sich die Rolle aller dieser Reaktionen beim Menschen völlig übersehen lässt.

XIV. Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Bei dezerebrierten Katzen, bei welchen der Einfluss optischer und olfaktorischer Reize sowie des Grosshirnes ausgeschaltet ist, lässt sich ein Einfluss der Kopfstellung auf den Tonus der Gliedmaassen nachweisen.

2. Jede Bewegung des Kopfes hat bei einer anderen Lage des Tieres einen anderen Einfluss.

3. Nach Exstirpation der Labyrinthe ist der Einfluss der Kopfstellung auf den Gliedertonus nicht aufgehoben.

4. Alle beobachteten Erscheinungen lassen sich zurückführen auf die Superposition zweier Gruppen von tonischen Reflexen, von denen die eine vom Halse, die andere von den Labyrinthen ausgelöst wird.

5. Die Labyrinthreflexe entstehen dadurch, dass der Kopf eine bestimmte Lage im Raume einnimmt. Der Muskeltonus in allen vier Extremitäten wird durch diese Reflexe stets in gleichem Sinne geändert. Es gibt eine Stellung des Kopfes im Raume, bei der der Strecktonus maximal, und eine, bei der er minimal ist. In der Mehrzahl der Versuche war der Strecktonus maximal, wenn der Schädel unten, der Unterkiefer oben und die Schnauze 45° gegen die Horizontale gehoben war; er war minimal, wenn der Kopf um 180° um die Frontalachse gedreht wurde. In einzelnen Versuchen kamen Abweichungen von dieser Regel bis zu 45° vor. Bei allen anderen Lagen des Kopfes im Raume wird von den Labyrinthen aus der Gliedertonus auf intermediäre Werte eingestellt.

6. Die Halsreflexe werden ausgelöst durch Veränderung der Stellung des Kopfes gegen den Rumpf. a) Drehen und Wenden des Kopfes führt zu gegensinnigen Tonusänderungen in den rechten und linken Extremitäten. Die Beine derjenigen Seite, nach der Unterkiefer und Schnauze gerichtet sind, werden gestreckt, die Beine der anderen Körperseite haben verminderten Strecktonus. Die Reaktion wird in den obersten Halsgelenken ausgelöst. b) Beugen des Halses in dorsoventraler Richtung führt, besonders wenn die Bewegung in den mittleren Halsgelenken ausgeführt wird, zu gegensinnigen Reaktionen der Vorder- und Hinterbeine. Auf Ventralbeugen wird der Strecktonus der Vorderbeine gehemmt, der der Hinterbeine verstärkt. Dorsalbeugen verstärkt den Strecktonus der Vorderbeine und hemmt den der Hinterbeine. c) Verschiebung der untersten Halswirbel in ventraler Richtung hemmt den Strecktonus aller vier Beine, besonders der Vorderbeine.

7. Da bei jeder Lage des Tieres die gleiche Halsbewegung eine andere Stellungsänderung des Kopfes im Raume veranlasst, so müssen sich bei den verschiedenen Lagen des Tieres die Labyrinth- und Halsreflexe in ganz verschiedener Weise superponieren.

8. Tiere mit doppelter Labyrinthausschaltung zeigen nur die Halsreflexe.

9. Ein Labyrinth genügt, um den Extremitätentonus auf beiden Körperseiten zu beeinflussen.

10. Die Labyrinthreflexe lassen sich isoliert untersuchen, wenn man durch Eingipsen des Kopfes samt dem Vorderkörper alle Halsbewegungen unmöglich macht.

11. Alle Drehungen des Kopfes im Raume, durch welche dieser seine Neigung gegen die Horizontalebene nicht ändert, sind wirkungslos zur Auslösung der hier beschriebenen tonischen Labyrinthreflexe, ebenso alle reinen Progressivbewegungen.

12. Sowohl die Labyrinth- als die Halsreflexe sind Reflexe der Lage; sie dauern an, solange die betreffende Kopfstellung beibehalten wird (bis zu 1 h beobachtet).

13. Die Tonusänderungen sind am deutlichsten in Schulter und Hüfte, in Ellbogen und Knie. Die Fuss- und Zehengelenke sind weniger beteiligt.

14. Bei diesen Reaktionen wird der Tonus der Beugemuskeln in umgekehrtem Sinne beeinflusst als der der Streckmuskeln.

15. Extremitäten, deren zugehörige Hinterwurzeln durchtrennt sind, können sich noch an diesen Reflexen beteiligen.

16. Die Latenzzeiten für die Labyrinthreflexe schwankten zwischen $^1/_3$ und 23 Sekunden, die für die Halsreflexe zwischen $^1/_3$ und 6 Sekunden.

17. Die Resultate aller verschiedener Kopfbewegungen bei allen Lagen des Tieres lassen sich durch Superposition dieser Reflexe verstehen (vgl. Abschnitt 9).

18. Versuche an Hunden ergaben, dass bei ihnen im Prinzip die gleichen Reflexe wirksam sind, wie bei der Katze.

19. In pathologischen Fällen an Menschen, bei denen die Grosshirnfunktion mehr oder weniger ausgeschaltet ist, lassen sich ebenfalls tonische Reaktionen der Glieder auf Änderung der Kopfstellung nachweisen.

20. Hierbei konnte das Vorhandensein von Halsreflexen sichergestellt werden. Die Reaktion auf Kopfdrehen folgt denselben Regeln wie beim Tier. Tonische Labyrinthreflexe konnten in diesen Fällen wenigstens wahrscheinlich gemacht werden.

21. Normale und kranke Säuglinge zeigen Reflexe von den Labyrinthen auf die Extremitäten, besonders die Arme. Es handelt sich bei normalen Kindern um schnell vorübergehende Bewegungen, bei kranken können dieselben mehr tonischen Charakter haben.

22. Es werden Gründe dafür angeführt, dass die geschilderten Reflexe auch bei den Bewegungen und Stellungen normaler Tiere mit intaktem Grosshirn mitwirken.



